

SÉRIE A, N° 874

N° D'ORDRE :

1688

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Roland de La VAULX

---

1<sup>re</sup> THÈSE. — L'INTERSEXUALITÉ CHEZ UN CRUSTACÉ CLADOCÈRE.

2<sup>e</sup> THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

---

*Soutenues le 14 juin 1921 devant la Commission d'examen*

---

Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { MATRUCHOT.  
JOLEAUD.

---

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique

3, Rue d'Ulm

1921







Digitized by the Internet Archive  
in 2026

SÉRIE A, N° 874

N° D'ORDRE :

4688

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Roland de La VAULX

---

1<sup>re</sup> THÈSE. — L'INTERSEXUALITÉ CHEZ UN CRUSTACÉ CLADOCÈRE.

2<sup>e</sup> THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

---

*Soutenues le 14 juin 1921 devant la Commission d'examen*

---



Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { MATRUCHOT.  
JOLEAUD.

---

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique

3, Rue d'Ulm

1921

# FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

*Doyen*..... MOLLIARD, *Prof...* Physiologie végétale.

*Doyen honoraire*.... P. APPELL .....

*Profess. honoraires*.. } P. PUISEUX.  
VÉLAIN.  
BOUSSINESQ  
BOUTY.....

|                          |                               |                                          |
|--------------------------|-------------------------------|------------------------------------------|
|                          | LIPPMANN .....                | Physique.                                |
|                          | E. PICARD.....                | Analyse supér. et algèbre supérieure.    |
|                          | G. BONNIER .....              | Botanique.                               |
|                          | KOENIGS.....                  | Mécanique physique et expérimentale.     |
|                          | GOUSAT.....                   | Calcul différentiel et calcul intégral.  |
|                          | HALLER.....                   | Chimie organique.                        |
|                          | JOANNIS.....                  | Chimie (Enseignement P. C. N.).          |
|                          | JANET.....                    | Electrotechnique générale.               |
|                          | WALLERANT.....                | Minéralogie.                             |
|                          | ANDOYER.....                  | Astronomie.                              |
|                          | PAINLEVÉ.....                 | Mécanique anal. et mécan. céleste.       |
|                          | HAUG .....                    | Géologie.                                |
|                          | H. LE CHATELIER.              | Chimie générale.                         |
|                          | G. BERTRAND.. ..              | Chimie biologique.                       |
|                          | M <sup>me</sup> P. CURIE..... | Physique générale.                       |
|                          | CAULLERY .....                | Zoologie (Évolution des êtres organisés) |
|                          | C. CHABRIÉ.....               | Chimie appliquée.                        |
|                          | G. URBAIN.....                | Chimie minérale                          |
|                          | EMILE BOREL .....             | Calcul des probabilités et phys. mathém. |
|                          | MARCHIS .....                 | Aviation.                                |
|                          | JEAN PERRIN.....              | Chimie physique.                         |
|                          | G. PRUVOT.....                | Zoologie, anatomie, physiologie compar.  |
| <i>Professeurs</i> ..... | MATRUCHOT.....                | Botanique.                               |
|                          | ABRAHAM .....                 | Physique.                                |
|                          | CARTAN .....                  | Mécanique rationnelle.                   |
|                          | CL. GUICHARD.....             | Géométrie supérieure.                    |
|                          | LEBESGUE.....                 | Application de l'analyse à la géométrie. |
|                          | LAPICQUE.....                 | Physiologie.                             |
|                          | GENTIL.....                   | Géographie physique.                     |
|                          | VESSIOT .....                 | Calcul différentiel et calcul intégral.  |
|                          | COTTON .....                  | Physique théorique et physique céleste.  |
|                          | DRACH .....                   | Mathématiques générales.                 |
|                          | CH. FABRY .....               | Physique. —                              |
|                          | CH. PÉREZ .....               | Zoologie, anatomie, physiol. comparée    |
|                          | LEDUC.....                    | Physique.                                |
|                          | HEROUARD.....                 | Zoologie.                                |
|                          | LÉON BERTRAND..               | Géologie.                                |
|                          | RÉMY PERRIER.....             | Zoologie (Enseignement P. C. N.).        |
|                          | LESPIEAU .....                | Chimie.                                  |
|                          | SAGNAC.....                   | Physique (Enseignement P. C. N.).        |
|                          | RABAUD.....                   | Biologie expérimental.                   |
|                          | PORTIER.....                  | Physiologie.                             |
|                          | BLAISE.....                   | Chimie organique.                        |
|                          | PÉCHARD .....                 | Chimie (Enseignement P. C. N.).          |

\* *Secrétaire*..... D. TOMBECK.

# L'INTERSEXUALITÉ CHEZ UN CRUSTACÉ CLADOCÈRE

*Daphnia atkinsoni* BAIRD

## SOMMAIRE

|                                                                                                                                                                                                                                                                            |            |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| AVANT-PROPOS . . . . .                                                                                                                                                                                                                                                     | Pages<br>2 |
| INTRODUCTION. — Caractères sexuels primaires et secondaires.<br>Gynandromorphisme et intersexualité. Le gynandromor-<br>phisme dans le règne animal . . . . .                                                                                                              | 3          |
| Principaux faits signalés chez les Crustacés, particulière-<br>ment chez les Cladocères . . . . .                                                                                                                                                                          | 7          |
| I. <i>Description de la femelle et du mâle de « Daphnia<br/>atkinsoni » Baird</i> . . . . .                                                                                                                                                                                | 12         |
| II. <i>Description des intersexués les plus caractéristiques,<br/>répartis en neuf catégories</i> . . . . .                                                                                                                                                                | 18         |
| III. <i>Etude détaillée de la morphologie des organes inter-<br/>sexués.</i> — Coloration des mues. Antennules; comparaison<br>avec les formes embryonnaires et jeunes ainsi qu'avec les<br>types normaux des autres Daphnides. Pattes. Carapace.<br>Postabdomen . . . . . | 32         |
| IV. <i>Les glandes génitales des intersexués.</i> — Constitution des<br>glandes normales. Fécondité des intersexués. <i>Ovo-testis</i> .<br>Teneur en graisse des mâles, des femelles et des inter-<br>sexués . . . . .                                                    | 42         |
| V. <i>Les éphippies des intersexués.</i> — Constitution des éphippies<br>normales. Formes anormales. Rapport avec la morphologie<br>de l'individu. Aptitude des intersexués à porter des éphippies. . . . .                                                                | 50         |
| VI. <i>Régénération des antennules chez les mâles et les inter-<br/>sexués</i> . . . . .                                                                                                                                                                                   | 57         |
| VII. <i>Hérédité des anomalies intersexuelles.</i> — Etat de la ques-<br>tion. Procédés d'élevage. Etudes de lignées. Cultures en<br>masses. Résultats . . . . .                                                                                                           | 59         |
| VIII. <i>Hypothèses.</i> — Déterminisme syngamique du sexe. Hypothè-<br>ses de Boveri, Morgan, Lang, Doncaster. Elimination du chro-<br>mosome. . . . .                                                                                                                    | 65         |
| * Théorie de l'intersexualité de Goldschmidt . . . . .                                                                                                                                                                                                                     | 67         |
| Déterminisme du sexe et des cycles génétiques chez les<br>Cladocères. Impossibilité d'appliquer à ces animaux les<br>hypothèses précédentes. Tentative d'explication de l'in-<br>tersexualité des Cladocères . . . . .                                                     | 70         |
| Comparaison avec le cas des Phasmes. . . . .                                                                                                                                                                                                                               | 77         |
| RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES . . . . .                                                                                                                                                                                                                                  | 78         |
| INDEX BIBLIOGRAPHIQUE . . . . .                                                                                                                                                                                                                                            | 83         |

## AVANT-PROPOS

Au cours de nos premières études zoologiques, nous nous étions convaincu qu'il est préférable de ne pas entreprendre de recherches biologiques sans avoir acquis, au préalable, la connaissance détaillée d'un groupe d'animaux, tant au point de vue de la systématique et de l'anatomie que de la physiologie et de l'éthologie. Même si, durant ces études, le hasard ne vous met pas spontanément en face de faits nouveaux, point de départ d'un travail intéressant, on a l'avantage, par la suite, d'expérimenter sur un matériel connu dont on pourra tirer le maximum de profit.

Imbu de ces idées, nous avons porté notre choix sur les Cladocères, séduit par les facilités que ces Crustacés offrent à l'observation et à l'élevage et par les intéressants problèmes biologiques que présente l'étude de leur reproduction.

Nous nous étions déjà engagé dans la recherche si ardue du déterminisme des cycles, lorsque nous avons rencontré par hasard des cas de gynandromorphisme dans l'un de nos élevages <sup>(1)</sup>. C'était là un sujet que de récents travaux plaçaient au premier plan de l'actualité biologique, d'autant plus intéressant que l'origine parthénogénétique des Cladocères ne permet pas d'appliquer à ces animaux les hypothèses proposées jusqu'ici pour expliquer ce genre d'anomalie.

Telle est l'origine du présent travail.

Avant d'en aborder l'exposé, nous tenons à remercier M. le Professeur CAULLERY qui nous a aimablement ouvert son laboratoire et qui, après s'être intéressé à notre travail, l'a accueilli, d'accord avec MM. RABAUD et PÉREZ, dans le *Bulletin biologique*.

Nous sommes heureux de pouvoir témoigner ici notre gratitude à M. le Professeur HÉROUARD qui, au début de nos recherches, nous a encouragé dans l'étude des Cladocères et nous a fait profiter de son expérience sur ce sujet, ainsi qu'à M. le Professeur HENNEGUY et à M. FAURÉ-FRÉMIET qui, au printemps 1919,

<sup>(1)</sup> La lignée où le gynandromorphisme est apparu dérive d'une *Daphnia atkinsoni* Baird provenant du Laboratoire de zoologie de la Sorbonne. Ces Daphnies vivaient, mêlées à des *D. pulex* dans un bac que J. JÉZÉQUEL, le garçon du laboratoire, avait garni de terre « à Branchipes », prise aux Fonceaux (Meudon).

nous ont aimablement accueilli au laboratoire du Collège de France.

Nous devons une reconnaissance particulière à notre ami A. VANDEL qui n'a cessé de nous prodiguer ses encouragements et ses conseils et dont nous avons pu apprécier l'inépuisable complaisance.

### Introduction.

Si quelques organismes inférieurs semblent capables de se multiplier indéfiniment par simple scission, la plupart des êtres ne peuvent se propager sans qu'intervienne, au cours de leur cycle évolutif, un phénomène plus complexe dont la signification demeure encore mystérieuse : la sexualité.

Dans la forme la plus parfaite que revêt ce phénomène, l'être nouveau provient d'un œuf ou *zygote*, produit par la fusion de deux éléments cellulaires différents (gamètes) doués d'affinité réciproque et généralement issus de deux êtres distincts. Ces deux parents, nommés *mâle* et *femelle* suivant la nature des gamètes produits (caractères primaires), se distinguent presque toujours par un nombre plus ou moins grand de caractères secondaires, morphologiques et psychiques. Ceux-ci, malgré le peu de rapport qu'ils ont généralement avec la fonction reproductrice, paraissent si intimement liés aux caractères primaires qu'ils suffisent, dans la pratique, à distinguer le mâle de la femelle.

En fait, le sexe d'un individu est constitué par l'ensemble des caractères primaires et secondaires et ceux-ci coïncident avec une telle régularité que l'on a pu considérer le sexe comme un des éléments les plus fondamentaux et les plus homogènes de la personnalité, comme un tout dont les parties sont indissolublement liées. Ce n'est donc pas sans étonnement que l'on rencontre dans presque tous les embranchements du règne animal des êtres offrant une sorte de panachure de caractères mâles et femelles. Dans l'impossibilité où l'on se trouve d'attribuer ces êtres à l'un des deux sexes, on est contraint de leur assigner une place intermédiaire.

On verra par l'étude que nous consacrons à l'examen mor-

phologique et génétique d'une série de cas de ce genre, combien l'analyse de ces phénomènes peut modifier l'idée que l'on se fait habituellement du sexe et des rapports entre les caractères primaires et secondaires, mais nous croyons utile, avant d'aborder notre sujet, de passer une revue rapide des principaux faits déjà signalés dans cet ordre d'idées.

Lorsqu'il s'agit de dénommer ces individus de sexualité aberrante, on se trouve en présence d'une terminologie fort confuse dans laquelle il importe, avant tout, de mettre de l'ordre. Les auteurs emploient, un peu au hasard, les termes d'*hermaphrodite*, de *pseudo-hermaphrodite*, d'*androgyné*, de *gynandromorphe*, d'*intersexué*, pour ne citer que les principaux.

En principe, le terme d'*hermaphrodite*, qui désigne les animaux normalement porteurs des deux sortes de gonades, ne devrait s'appliquer qu'aux aberrations comportant la formation d'œufs et de spermatozoïdes par le même individu, celui de *gynandromorphe* étant réservé aux anomalies limitées aux caractères sexuels secondaires. Mais, dans la pratique il n'y a pas de limite tranchée entre les deux sortes d'aberrations : les insectes gynandromorphes, pour lesquels ce terme a été créé, ont fréquemment les deux sortes de glandes. Il semble que ce dernier mot doive seul subsister pour désigner toutes les anomalies sexuelles, celui d'*hermaphrodite* étant réservé aux animaux chez lesquels les sexes n'étant jamais séparés, la question des caractères secondaires ne se pose pas.

Récemment GOLDSCHMIDT (15) et RIDDLE (16) ont proposé le terme d'*intersexué* (*intersexual form* et *sex intermediate*) qui, en principe, doit s'appliquer à des individus présentant, dans leur ensemble, un état intermédiaire entre les deux sexes, celui de *gynandromorphe* étant laissé aux animaux portant une *mosaïque* plus ou moins fine de caractères nettement mâles ou femelles. Là encore, malheureusement, aucune limite ne peut être établie : beaucoup de Papillons intersexués de GOLDSCHMIDT ont l'aspect typique des gynandromorphes, et parmi ces derniers, la plupart ne présentent pas seulement une disposition en mosaïque de parties sexuellement distinctes mais aussi des régions de forme intermédiaire.

Le terme d'*intersexué*, renfermant une idée intéressante, mérite d'être conservé, mais il nous semble inutile de l'opposer

à celui de gynandromorphe. Le premier évoque la genèse et la signification biologique de l'animal aberrant, tandis que le second n'est relatif qu'aux données immédiates de l'analyse morphologique ; aussi peut-on dire que le gynandromorphisme est la forme la plus habituelle de l'intersexualité.

La présence, sur un individu sexué, de caractères primaires ou secondaires appartenant à l'autre sexe a été signalée dans presque tous les groupes d'animaux gonochoriques <sup>(1)</sup>.

On a trouvé des glandes mixtes chez des Étoiles de mer (CUÉNOT, 1898, DELAGE, 1902) et des Oursins. Chez les Vers, le gynandromorphisme n'est pas inconnu (CAULLERY et MESNIL, 18). BALTZER (14) en a signalé plusieurs cas chez *Bonellia* au cours de ses intéressantes expériences de modification sexuelle sous l'influence de facteurs externes. Il ressort des expériences de GOULD (17) sur *Crepidula* et des observations de DANTAN sur les Huitres que le sexe des Mollusques peut aussi présenter une forte labilité.

Lès Arachnides ont livré quelques exemples de gynandromorphisme mais ce sont les Insectes, chez lesquels les sexes sont toujours séparés et généralement très distincts, qui ont fourni les cas les plus nombreux et les plus typiques. Rien que chez les Papillons, on connaît plus d'un millier d'individus offrant le mélange des caractères sexuels. Beaucoup sont nettement divisés en deux parties, respectivement mâle et femelle. Il est remarquable que certaines espèces et même certaines lignées semblent particulièrement prédisposées à la production de ces anomalies <sup>(2)</sup>.

(1) Nous laissons totalement de côté les animaux normalement hermaphrodites, chez lesquels la question des caractères secondaires ne se pose pas.

(2) Il convient de signaler ici toute une série de faits offrant quelques analogies avec l'intersexualité et le gynandromorphisme et que l'on réunit sous le nom de polymorphisme sexuel.

Lorsque, dans une espèce, un sexe est représenté par plusieurs types, il arrive qu'un ou plusieurs de ceux-ci rappelle plus ou moins l'aspect des individus du sexe opposé.

On peut ainsi distinguer, chez des Lucanides, des Dynastides, une *pœcilandrie de stature*, chez les Lycènes, une *pœcilandrie chromatique* et chez les Bostrychides un polymorphisme que LESNE (C. R. Ac. Sc: 1901) a décrit sous le nom de *pœcilandrie périodique*.

Dans ce dernier cas, il est possible d'observer, dans une même espèce, plusieurs types de mâles se rapprochant graduellement du type femelle suivant un processus de féminisation qui intéresse successivement la tête, le prothorax et les élytres. L'armature génitale, toujours normale, indique que l'on a affaire à de vrais

Chez les Vertébrés la question se complique par la présence d'*hormones*, substances sécrétées par les gonades et influençant plus ou moins fortement l'apparition des caractères sexuels secondaires. Il importe, en effet, de ne pas confondre les modifications sexuelles provenant d'une castration expérimentale, pathologique ou sénile, avec le véritable gynandromorphisme qui existe d'ailleurs très certainement ici.

On a signalé, chez les Poissons, des gynandromorphes chez des Squales (VAYSSIÈRE) et chez *Fundulus*. L. LEFEBVRE a trouvé, dans ses élevages, des femelles de *Xiphophorus helleri*, d'ailleurs stériles, dont la nageoire caudale se terminait en glaive comme chez le mâle. L'absence presque générale de caractères sexuels secondaires très nets explique sans doute la rareté des gynandromorphes dans cet ordre, car l'on a signalé fréquemment la présence de glandes mixtes.

Un grand nombre d'anomalies sexuelles ont été décrites chez les Batraciens mais l'on sait par les expériences d'HERTWIG (106) que, chez ces animaux, le sexe possède une labilité remarquable dans le jeune âge.

Le gynandromorphisme semble rare chez les Reptiles. MORGAN (19) en cite deux cas chez *Lacerta agilis* et *Testudo graeca*.

Outre un très grand nombre d'exemples de mélanges de caractères sexuels dus à des altérations des gonades, les Oiseaux offrent plusieurs cas très nets de gynandromorphisme, dont quatre sont des gynandromorphes bipartis. Le Pinson de WEBER et le Bouvreuil de POLL sont, en quelque sorte, classiques. L'action des hormones est, à elle seule, impuissante à rendre compte de dispositions de ce genre.

Les cas de véritable gynandromorphisme sont extrêmement rares chez les Mammifères; il semble que les anomalies des caractères secondaires n'accompagnent jamais des gonades normales et les gynandromorphes nettement bipartis paraissent inconnus. Là, encore, il est difficile de démêler ce qui doit être attribué à l'action des hormones.

Les gynandromorphes ont longtemps été considérés comme des cas tératologiques sans grande signification biologique et

mâles. Il ne s'agit donc pas à proprement parler d'intersexualité mais plutôt d'une poecilandrie gynandromorphique.

leur genèse attribuée à quelque accident de fécondation. Il fallut pourtant s'apercevoir que certaines races et surtout certains croisements se montraient plus fertiles que d'autres en anomalies sexuelles. C'est en croisant des races de Vers à soie françaises et japonaises que TOYAMA (06) obtint ses curieux individus bipartis pour le sexe et la race. En reprenant, en grand, des expériences de cet ordre sur un autre Bombycien, *Lymantria dispar*, R. GOLDSCHMIDT arriva à produire, à volonté, par des croisements judicieusement choisis, des Papillons offrant un gynandromorphisme d'un degré plus ou moins accentué. Ainsi s'établit la notion de *formes intersexuelles*, indiquant qu'à l'origine de ces anomalies est un conflit entre les forces déterminant l'apparition de l'un ou de l'autre sexe. Cette notion fut reprise par RIDDLE (16) pour les Pigeons dont il détermine le sexe par des croisements judicieux ou en soumettant la mère à un travail reproducteur excessif, et par BANTA (16) pour les Cladocères. Il est probable qu'elle pourrait s'appliquer à un grand nombre de cas de gynandromorphisme. Le croisement entre variétés qui est, depuis longtemps, connu pour changer la proportion des sexes dans la progéniture et former des individus stériles, semble être aussi un des principaux moyens de faire naître les intersexués. KEILIN et NUTTALL (19) ont obtenu un grand nombre de ceux-ci par croisement du *Pediculus capitis* et du *Pediculus corporis*.

*Les Crustacés gynandromorphes.* — Au cours de notre revue rapide des faits de gynandromorphisme, nous avons momentanément négligé les Crustacés qu'il convient d'examiner maintenant avec quelques détails. Ces animaux, chez lesquels on n'a d'ailleurs pas encore signalé d'hétérochromosome, semblent posséder une stabilité sexuelle moins forte que celle des autres Arthropodes (1).

Laissant de côté les cas classiques d'hermaphrodisme simultané ou successif imputables à la fixation ou au parasitisme (Cir-

(1) MALAQUIN (1901, *Arch. Zool. Exp.*) a montré que chez les Monstrillides endoparasites des Salmacynnes, le sexe est en rapport avec le nombre de parasites contenus dans l'hôte. On ne trouve jamais plus d'une femelle dans la même Annélide. La multiplicité des embryons détermine le sexe mâle et peut même engendrer le nanisme avec atrophie des gonades.

ripèdes, Cymothoadiens, Cryptoniciens, etc.) on peut citer à l'appui de cette opinion les exemples suivants :

Les jeunes mâles de certains Amphipodes (*Orchestia gammarellus*, *O. deshayesi*) forment presque toujours des œufs dans leurs testicules (NEBESKI, 1880, Ch. BOULENGER, 1908). Un fait analogue se rencontre chez une Gémie du Japon (*Gebia major*) et chez une Crevette de nos côtes (*Lysemata seticaudata*).

Dans un genre d'Ecrevisse, *Parastacus*, les mâles et les femelles, bien qu'ayant des glandes unisexuées, possèdent les deux paires de conduits évacuateurs ainsi que leurs pores génitaux à la base des troisièmes et cinquièmes paires de pattes. *Calocaris macandracae* est, d'après WOLLEBOEK (1909), un véritable hermaphrodite avec les deux sortes de glandes. Rappelons pour mémoire les cas où une infestation parasitaire modifie la sexualité de certains crabes (castration parasitaire de GIARD).

Il n'est donc pas étonnant de trouver chez les crustacés de nombreux cas où les sexes sont accidentellement mêlés. On connaît, parmi les Homards (NICHOLS, 1734 et A. P. WRIGHT, 1919) et les Langoustes (BURGER, 1902) trois cas de gynandromorphisme biparti (*bilateral gynandromorphs* des Anglais). Un certain nombre d'Ecrevisses gynandromorphes ont été décrites notamment par W. SCHIMKEWITSCH (1889), W. BENHAM (1891), V. LA VALETTE SAINT-GEORGE (1892), FAXON (1898), HAY (1907), E. A. ANDREWS (1909). L'une d'elles a un ovaire de chaque côté et de plus, à droite, un testicule stérile muni de son canal déférent. La forme extérieure est celle d'un jeune mâle sauf pour les pores génitaux qui s'ouvrent à la base de la troisième paire de pattes. Des gynandromorphes sont également connus dans le genre *Cambarus*. Il ressort des notes d'EWING (1885) et de BERGENDAL (1888), que des faits analogues se présentent chez les Crabes. Tout récemment MORGAN (20) décrit sous le nom d'*intersexes* un certain nombre de Crabes (*Uca*) offrant quelques anomalies des caractères sexuels secondaires, et dont l'organisation interne n'est malheureusement pas étudiée. Dans plusieurs des cas rapportés, où des mâles ne se rapprochent du type femelle que par l'égalité des deux pinces, on peut mettre en cause un simple arrêt de développement de la pince normalement plus forte.

Si l'on passe aux Entomostracés, on trouve des faits sembla-

bles. REHBERG (1880) a décrit un *Cyclops agilis* présentant des caractères mâles à droite et femelles à gauche. J. RICHARD (89) signale un individu mâle de *Diaptomus caeruleus* portant à droite une antenne du type femelle. Plus récemment MRAZEK (1914) et BREMER (1914) ont revu des cas analogues.

Les Euphyllopodes, en raison de leur rareté relative, n'ont fourni jusqu'ici que peu d'exemples de gynandromorphisme.

En janvier 1880, C. F. GISSLER trouve dans une petite mare, parmi un grand nombre d'*Eubbranchipus vernalis* « pâles et transparents » un individu « hermaphrodite » et le décrit avec soin. Il s'agit d'un gynandromorphe biparti. Le côté droit, de sexe mâle, est presque normal; l'auteur note seulement que l'extrémité du crochet antennaire d'accouplement est moins ridé que sur les individus normaux. Le côté femelle est plus aberrant: le cordon ovarien est tordu et ne laisse voir qu'un seul œuf; l'oviducte ne forme plus qu'un sac triangulaire clos de toutes parts et porte des glandes cémentaires irrégulièrement distribuées. Du côté gauche (♀), le segment génital est moins développé que de coutume et porte deux protubérances imperforées.

HENRY BERNARD (91 et 96) a signalé chez des femelles de *Lepidurus glacialis*, puis chez *Apuscancri formis* et *Lepidurus apus* des glandes mixtes dont certaines régions produisaient des gamètes mâles. Il en a conclu à l'hermaphrodisme normal et fonctionnel des Phyllopodes. D'autre part, chez des *Apus cancriformis* mâles, ZOGRAF (07) a trouvé des tétrades (œufs et cellules nourricières) issues de la paroi du testicule.

Nous allons maintenant examiner en détail l'historique de la question chez les Cladocères.

Pour la première fois, KURZ signale en 1874, sous le nom d'*androgynie missbildung* quatre cas d'intersexualité chez les Cladocères. Il décrit d'abord un individu de *D. pulex* de GEER, dont l'antennule droite est du type ♀, tandis que la gauche est du type ♂, mais plus petite. De ce même côté gauche, se trouve une première patte munie d'un crochet et d'un fouet (type ♂) et un testicule bien développé, rempli de spermatozoïdes, tandis que le côté droit montre un ovaire et une première patte ♀. L'ensemble de l'animal (tête, carapace, abdomen) est d'ailleurs femelle quoique le bord antérieur des valves, courbé et cilié,

se rapproche du type ♂. Cet animal a été observé en octobre 1873. Au mois d'août de la même année KURZ avait vu un exemplaire de *Daphnia schæfferi* Baird (variété de *D. magna* Straus) qui s'écartait du type ♀ par la présence, à droite, d'une antennule de forme analogue à celle du ♂, mais notablement plus réduite et dépourvue de soie sensitive. La nature des gonades n'est pas notée.

Les deux autres Cladocères aberrants appartiennent à l'espèce *Alona quadrangularis* (O. F. Muller). L'un, trouvé en novembre, a l'apparence générale d'un mâle et présente effectivement du côté gauche une antennule munie d'un flagellum, une patte portant un crochet (plus réduit que normal), et un testicule fonctionnel. A droite, par contre, l'antennule est dépourvue de flagellum, la patte est du type ♀ et il y a un ovaire. Le second spécimen, trouvé en mai, a également le contour général d'un mâle, mais porte deux antennules ♀. La première patte droite est du type ♂; le postabdomen est conforme au type ♀ mais contient un canal déférent. Le côté gauche et les gonades n'ont pas été observés.

Ainsi, les deux individus dont les gonades furent examinées se montrèrent de véritables hermaphrodites. Ces premières trouvailles laisseraient donc supposer un rapport étroit entre la glande sexuelle et les caractères secondaires. KURZ (74) ayant trouvé tous ses spécimens aberrants au moment où les mâles commencent à apparaître, voit en eux des formes de transition entre les deux sexes. Il suppose qu'ils proviennent de germes mâles ayant fait retour au type femelle.

Aucune autre mention de Cladocères intersexués n'est faite jusqu'en 1897 où GROSCHOWSKI décrit une *Leptodora hyalina* (= *L. kindtii*, Focke) possédant des antennules appartenant chacune à un sexe différent et une femelle de *Rhyphophilus personatus* Schödler (= *Pleuroxus uncinatus* Baird) ayant un rostre de forme masculine. Ces deux spécimens, dont les gonades ne sont pas décrites, avaient été capturés à la fin de l'été.

WOLTERECK en 1908 signale, sans plus de détail, la présence de « Zwitterbildung » parmi des *Daphnia longispina*.

En 1909 paraît pour la première fois, sous la signature d'O. KUTTNER, une étude sérieuse de la question. L'auteur ayant découvert, dans ses cultures de *D. pulex*, une femelle portant

une anomalie antennulaire, en étudie attentivement la descendance. Il trouve ainsi un grand nombre de « pseudo-hermaphrodites » et trois hermaphrodites vrais qu'il décrit avec quelque soin. On voit, par ses descriptions et ses figures, la variété des formes intermédiaires, et la possibilité de variations indépendantes dans un même organe. Un individu porte d'un côté une patte munie d'un crochet et d'un fouet court, et de l'autre une patte dépourvue de crochet, mais munie d'un long fouet. L'auteur commet d'ailleurs quelques erreurs, notamment lorsqu'il qualifie de « männliche Tastborste » (p. 660) la soie sensitive qui existe dans les deux sexes. Il ne signale pas de glandes anormales, mais, chez un individu portant un testicule à droite, il aperçoit à gauche une glande ne montrant qu'une trainée de « tissu pâle ». Quatre générations sont suivies et chacune d'elles fournit environ 25 0/0 de mâles et de pseudo-hermaphrodites et 75 0/0 de femelles. L'auteur, tout en reconnaissant que ce nombre, bien que d'allure mendélienne, ne peut autoriser à faire appel aux lois de l'hybridation, pense que l'on est en présence d'un fait de « mécanique héréditaire ». A la vérité ces chiffres n'ont aucune importance ; ils sont fonction du nombre de pontes examinées, puisque KETTXER nous apprend que la proportion d'anormaux peut varier de 0 à 100 0/0 d'une portée à la suivante. Ils réunissent d'ailleurs abusivement les mâles normaux et les gynandromorphes.

En 1913 ASHWORTH donne une description minutieuse de quatre *D. pulex* intersexuées. La masculinisation est faible, les ovaires sont normaux ainsi que les descendants qui furent examinés.

C'est au milieu d'avril 1915 que nous trouvons notre première Daphnie gynandromorphe dans une culture de *D. atkinsoni* mal alimentées.

En 1916 et 1918 paraissent, dans les *Proceedings* de l'Académie nationale des Sciences de Washington, deux notes de A. M. BANTA dont nous n'avons eu connaissance qu'au début de 1919. C'est le travail le plus intéressant paru sur la question. L'auteur trouve des aberrations sexuelles dans des lignées de *Simocephalus vetulus* et de *Daphnia longispina* cultivées depuis longtemps en laboratoire, et en étudie la transmission héréditaire pendant un grand nombre de générations. Il assi-

mile tout à fait ces animaux aberrants, qu'il nomme *sex intergrades*, aux intersexués de GOLDSCHMIDT et de RIDDLE. Il insiste sur l'abondance des caractères intermédiaires, tout en notant que parfois des organes complètement ♂ et d'autres complètement ♀ se trouvent réunis sur un même animal. La proportion d'intersexués et de mâles est fort grande chez *Simocephalus* (en moyenne 40 0/0 de ♂, 8 0/0 de ♀ et le reste en « sex intergrades »), plus faible chez *D. longispina*. Au cours des chapitres IV et VII nous indiquerons et critiquerons au besoin les principaux résultats acquis par BANTA.

Pour être complet nous devons signaler les intéressantes trouvailles, encore inédites, de notre ami A. VANDEL. C'est d'abord celle d'un individu de *Pleuroxus trigonellus* qui, bien que possédant un postabdomen ♀ typique, montrait à droite un crochet d'accouplement à la première patte et une antenne ♂. Le côté gauche ainsi que les gonades n'ont pu être étudiés par suite d'un accident de préparation. Dans une lignée de *D. pulex* provenant d'un bassin du Jardin botanique au Muséum, VANDEL a trouvé, mêlés à de nombreux mâles, un certain nombre de Daphnies gynandromorphes semblables à celles décrites par KUTTNER. Nous avons retrouvé nous-mêmes l'année suivante, dans un bassin voisin du premier, des gynandromorphes analogues, provenant, sans doute, de la même lignée. Les aberrations nous ont paru moins fréquentes que chez *D. atkinsoni*.

On voit par cet exposé que des anomalies sexuelles ont été signalées jusqu'ici chez 9 espèces de Cladocères dont 4 appartenant au genre *Daphnia* <sup>(1)</sup>. C'est chez *D. pulex* que le phénomène a été observé le plus souvent, ce qui tient, sans doute à la netteté des différences sexuelles chez cette espèce et à sa large répartition.

#### 1. — Description du mâle et de la femelle de « *Daphnia atkinsoni* »

Les 350 Daphnies anormales qui nous ont permis une étude détaillée de l'intersexualité appartiennent à l'espèce *Daphnia*

<sup>(1)</sup> Bien que la priorité du mot *Diphne* (O. F. Muller 1776) ait été signalée par KEILHACK, nous croyons préférable de nous en tenir au terme de *Daphnia* (O. F. Muller 1785) universellement connu.

*atkinsoni* décrite en 1859 par BAIRD parmi des Entomostracés récoltés en Palestine. Depuis, cette espèce a été signalée en Autriche, en Suède, en Russie, au Groënland, en Espagne, en Algérie, en Tunisie et en Angleterre. Elle a longtemps été inconnue en France où DE KERHERVÉ et nous-mêmes n'avions obtenu quelques individus que par culture de vase desséchée.

En 1916 PARIS la trouvait dans quelques mares de la Côte d'Or et nous devons à son obligeance d'avoir pu comparer à ceux que nous étudions quelques animaux provenant de ces localités. L'identité est absolue ; bien que les individus venant directement de la pleine eau soient, comme de juste, de taille notablement plus grande.

Afin de mettre en lumière l'importance des anomalies que nous aurons à signaler, il est utile de décrire avec quelques détails les types normaux, mâle et femelle, en insistant sur les caractères distinctifs des deux sexes.

La longueur des femelles adultes peut atteindre jusqu'à 5 millimètres sans l'épine (PARIS 18) mais ce chiffre est tout à fait exceptionnel et c'est 2 millimètres à 2mm.5 qu'il faut compter comme taille normale. La tête forme environ le quart de la longueur du corps ; elle est séparée de celui-ci par une impression dorsale légère (presque nulle chez le jeune). La partie postérieure de la tête (fig. 1) est, chez la femelle adulte, plus haute que la région antérieure dont elle est séparée par une dépression caractéristique très nette. La fornix (repli chitineux protégeant l'insertion de l'antenne) est très développée et va jusqu'au-dessus de l'œil.

Le rostre est court. Les antennules sont subcylindriques, plus grandes que chez aucune autre Daphnie ; elles portent à leur extrémité environ 7 bâtonnets <sup>relat</sup>sensitivement courts et, à la base, extérieurement, une fine soie sensitive sortant d'un disque uni.

Les grandes antennes, garnies de petites épines et de cils grêles ne présentent rien de caractéristique au point de vue sexuel.

Les valves, larges dans leur première moitié, se rétrécissent rapidement jusqu'à l'épine caudale, ce qui leur donne un contour subtriangulaire très caractéristique de l'espèce. Le bord dorsal est garni, de part et d'autre, d'une ligne d'épines qui va

de l'épine caudale jusqu'à l'impression dorsale. A ce niveau, les deux lignes, qui généralement cessent alors d'être épineuses, s'infléchissent vers chaque joue et se réunissent après avoir limité un espace cordiforme. Au moment de la mue, la pièce



Fig. 1. — *Daphnia atkinsoni* ♀ (× 43). a¹, antennule ; a², base de l'antenne (cet appendice n'est plus figuré sur les dessins suivants) ; g, glande antennaire ; o, ovaire ; d, crochets dorsaux ; p, postabdomen ; deux œufs dans la cavité incubatrice.

cordiforme ainsi délimitée est découpée dans la région nucale et se trouve rattachée à la mue des valves (fig. 26). La ligne de suture ne cesse pas toujours de porter des épines en s'écartant de l'impression dorsale. Dans certains cas, les Daphnies por-

tent une sorte de couronne d'épines formée par la continuation des lignes épineuses de la carapace ; il s'agit toujours alors d'animaux de petite taille et mal nourris. Ces conditions, jeunesse et disette, semblent nécessaires mais non suffisantes car, dans une même culture, des animaux de taille semblable peuvent être munis ou privés de cet ornement céphalique. Celui-ci disparaît d'ailleurs après une ou deux mues (1).

Le bord ventral de la carapace est muni de quelques petites dents et intérieurement de cils grêles assez abondants et plus longs dans la région médiane (fig. 26, dr.).

La fornix céphalique se prolonge sur le côté des valves par une fornix secondaire qui se poursuit jusqu'à la région ovarienne. Elle est parfois munie de denticulations dans les mêmes conditions que la couronne céphalique mais plus fréquemment.

La cavité incubatrice est plus ou moins large suivant l'âge de la mère et l'importance des pontes ; elle est limitée vers le bas par des prolongements dorsaux ou crochets abdominaux. Ceux-ci sont au nombre de trois, le supérieur étant beaucoup plus grand que les suivants. La partie dorsale du thorax porte quatre petites boursouffures que SCHARFENBERG (10) a décrites chez *D. magna* comme des organes sensoriels énigmatiques en rapport avec l'ovaire. Nous avons pu nous convaincre, par de nombreux examens portant sur plusieurs espèces de Daphnies, que ces organes de la cavité incubatrice existent chez les mâles comme chez les femelles.

Le postabdomen porte dans la partie distale de son bord dorsal, de chaque côté de l'anus, une série de 10 à 12 dents recourbées.

Des 5 paires de pattes, seule la première offre des caractéristiques sexuelles. Nous en donnerons une description détaillée au chapitre III.

De chaque côté de l'intestin se trouve un ovaire s'étendant de la région cardiaque jusqu'à la 5<sup>e</sup> paire de pattes (voir ch. IV).

*Mâle.* — Le mâle (fig. 2) reste toujours de petite taille, environ

(1) RICHARD a décrit sous le nom de *D. bolivari* une variété de *D. atkinsoni* portant normalement à l'état adulte la couronne épineuse. Cette couronne serait même formée de deux rangs d'épines. A la vérité, nous avons rencontré parfois une disposition analogue chez de jeunes *D. atkinsoni*, mais nous avons pu nous convaincre que l'un des deux rangs appartenait à la nouvelle carapace, tandis que l'autre partait avec la mue.

de 1 mm. 3 à 2 millimètres. Le front bas et saillant contient un œil volumineux. Contrairement à ce qui existe chez la femelle, la partie antérieure de la tête est plus haute que la région postérieure, qui s'abaisse fortement jusqu'à l'impression dorsale, faible mais nette.

De part et d'autre du rostre, émoussé et relevé, partent deux



Fig. 2. — *D. atkinsoni* ♂ ( $\times 47$ ). La première patte droite n'est pas figurée.

longues antennules mobiles, normalement dirigées en avant (fig. 19). Elles sont ornées sur toute leur longueur de séries de petites lignes épineuses transversales et portent à leur extrémité, en plus des 7 bâtonnets sensitifs, un *flagellum* biarticulé dont la partie distale porte inférieurement une sorte de petite brosse formée de poils courts. Près de son extrémité antérieure, l'antennule présente extérieurement une soie sensitive, homologue de celle que l'on voit à la *base* de l'organe femelle correspondant (1).

(1) On admet généralement que, dans le règne animal, le mâle présente un type plus évolué, c'est-à-dire plus éloigné de la forme originelle que la femelle. C'est

Les pattes de la première paire sont munies d'un crochet servant à retenir la femelle lors de l'accouplement et d'un long fouet, homologue de la soie, plus courte, dont est pourvue la patte ♀ (fig. 23, p. 38).

Au lieu d'être régulièrement courbées comme chez la femelle, les valves de la carapace présentent, en haut, un angle saillant, à bord épaissi, abondamment garni de soies. A la hauteur des crochets des pattes, les valves s'écartent l'une de l'autre afin de permettre le libre jeu de ces appendices.

Le postabdomen (fig. 3) se distingue, à première vue, de celui



Fig. 3. — Postabdomen ♂ ( $\times 400$ ), d'après la mue.

de la femelle par la présence de deux tubulures ou papilles génitales où aboutissent les canaux déférents. La région anale, concave, est garnie d'une dizaine de dents plus fines que celles que possède la femelle en cet endroit. D'autres dents minuscules se voient à la partie postérieure des papilles. Les crochets abdominaux sont représentés par trois saillies à peine indiquées et la cavité incubatrice est très réduite.

Les testicules forment, comme les ovaires, deux masses allongées de part et d'autre de l'intestin (voir chap. IV).

Il faut ajouter que les mâles ont une allure plus vive et sont

à une opinion opposée que conduirait l'étude des antennules des Daphnies. Remarquons en effet : 1° que l'embryon, qui est censé reproduire des stades évolutifs antérieurs, possède des antennules relativement plus importantes que chez la femelle adulte ; 2° que les types de Cladocères généralement considérés comme primitifs (*Sida*, *Moina*) ont des antennules femelles d'assez grande taille ; 3° que *typiquement* les deux paires d'antennes diffèrent peu de longueur chez le Crustacé (*Nauplius*), que cette différence est énorme chez les femelles de Daphnie et beaucoup plus faible chez les mâles (longueur, mobilité, ornementation épineuse, présence du flagellum, homologue probable d'une soie).

Il résulte de ces considérations que c'est chez la femelle que l'antennule a subi la modification la plus forte par rapport aux formes ancestrales présumées.

généralement plus colorés que les femelles. Ce dernier caractère, qui permet souvent de les distinguer au sein d'une culture, est dû principalement aux gouttelettes graisseuses dont leur corps est bourré.

Comme on a pu le voir par ces descriptions et par les figures, les caractères sexuels distinctifs de *D. atkinsoni*, plus nets que chez la plupart des autres Daphnides, permettent une analyse minutieuse de l'intersexualité.

## II. — Description des Daphnies intersexuées

Les Daphnies intersexuées dont l'étude fait l'objet de ce travail ont été trouvées soit au cours de prélèvements effectués dans des cultures en masse, soit dans des séries d'élevages méthodiquement suivis, portée par portée, pendant plusieurs générations ainsi qu'il sera expliqué au chapitre VII. Chacune d'elles est désignée par un numéro relatif à l'ordre dans lequel elle a été trouvée.

Ne pouvant songer à décrire les 350 Daphnies aberrantes examinées au cours de nos recherches, beaucoup offrant d'ailleurs entre elles une grande similitude, nous nous bornerons à présenter ici les principaux types, en les rangeant en 9 catégories d'après leur masculinité croissante (de 0 = femelle normale à 10 = mâle normal). En dehors de l'ordre qu'elles introduiront dans l'exposé, ces catégories auront l'avantage de permettre de désigner, par la suite, chaque intersexué par un exposant indiquant approximativement le degré de la masculinisation. Il faut seulement noter que la création de ces catégories est totalement artificielle, que de l'une à l'autre la masculinisation n'est pas régulièrement progressive et que l'attribution d'un individu à l'une d'elles est, en partie, affaire d'appréciation personnelle, tous les termes de passage pouvant exister.

Afin d'user de règles suffisamment claires, nous nous appuyons, pour établir ces catégories, sur les principes suivants. 1° Se borner à considérer les parties les plus importantes : antennes, carapace, pattes, postabdomen, gonades. 2° Tenir compte du nombre d'organes masculinisés sur le côté où ces organes sont le plus nombreux.

Les animaux n'ayant que des anomalies antennulaires étant

fort nombreux, nous leur réservons les trois premières catégories. Viendront ensuite ceux qui possèdent, en plus, une, deux ou trois autres régions modifiées. Les trois dernières catégories comprendront les animaux ayant, à la place d'ovaires normaux, respectivement : deux glandes anormales, un ovo-testis et un testicule et deux testicules.

Nous décrirons d'abord les intersexués asymétriques, de beaucoup les plus nombreux, puis, s'il y a lieu, ceux qui sont exceptionnellement symétriques. Nous finirons par les individus chez lesquels l'asymétrie change de sens suivant l'organe considéré (asymétrie inversée).

**Catégorie I.** — Nous plaçons dans cette première catégorie les individus femelles présentant une anomalie légère de l'antennule, sans que celle-ci porte de flagellum. Il s'agit généralement soit de bosse à la base de l'antennule, la soie pouvant alors être portée par cette protubérance (fig. 20, n° 6) ou demeurer à sa place habituelle, soit d'appendices saillant diversement de l'organe (fig. 22, à droite). La région anormale porte souvent des séries de petites épines analogues à celles de l'antennule ♂. Nous plaçons également ici les animaux portant une antennule recourbée en avant ; trois de ceux-ci (203, 295, 330), ayant les deux antennules dans ce cas, sont symétriques.

A part ces exceptions, une seule antennule est touchée dans cette première série comprenant 62 individus.

Notons que ces anomalies sont si faibles que l'on ne songerait pas à y voir de l'intersexualité si des formes de passage ne les reliaient pas à des aberrations plus importantes. Des dispositions telles que celle que présente le n° 6 rappellent d'ailleurs l'état jeune de certaines antennules plus modifiées (voir I fig. 19, p. 33).

**Catégorie II.** — Nous rangeons à la suite les animaux offrant deux types d'anomalies antennulaires qui, bien que de natures et peut-être de genèses différentes, présentent des degrés d'intersexualité équivalents. La première anomalie (type 1) consiste dans la présence sur une antennule ♀ d'un



Fig. 4. — a) droite du n° 15 ( $\times 200$ ) ; la protubérance portant le flagellum est plissée en accordéon, ce qui lui donne un aspect polyarticulé.

flagellum, généralement porté par une proéminence issue de diverses régions de l'organe [25 cas] (fig. 4 et 22 à gauche). Dans l'autre type (2) l'antennule ne possède pas de flagellum mais se rapproche du type ♂ par sa taille et sa direction [8 exemples]. Dans ce cas la soie ne reste généralement pas à la base de l'antennule, mais occupe des positions diverses le long de cet appendice.

L'antennule du côté opposé est normale ou appartient aux types décrits dans la catégorie précédente.

**Catégorie III.** — Dans cette catégorie sont réunis les individus ♀ portant une antennule répondant plus ou moins exactement au type ♂, c'est-à-dire ayant à l'extrémité un flagellum



Fig. 5. — Antennules du n° 195 ( $\times 250$ ); la droite (second plan) est du type ♀ normal.

dirigé parallèlement aux bâtonnets. Ces antennules sont mobiles ou fixes, de taille et de direction variables; la soie occupe des situations diverses mais est très rarement basale. Toutes les formes de passage existent entre les types de la catégorie précédente et l'organe ♂ parfait (n° 195, fig. 5). L'antennule du côté opposé est fréquemment modifiée suivant le même type (n° 74, fig. 33) ou un de ceux qui sont décrits précédemment. Il existe même quelques individus symétriques.

**Catégorie IV.** — Les intersexués dont nous avons parlé jusqu'ici ne présentaient que des anomalies antennulaires; nous décrirons maintenant ceux qui offrent, de plus, une seconde région plus ou moins masculinisée: carapace, patte ou postabdomen. La masculinisation porte sur les deux côtés ou sur un seul; elle n'est pas nécessairement plus accentuée sur l'antennule que sur l'autre région anormale. Voici quelques exemples:

N° 166 : à dr. : ant. ♀ légèrement recourbée en avant et papille génitale rudimentaire.

N° 21 : à dr. : ant. ♀ portant une protubérance, bord de la carapace épaissi et cilié.

N° 94 : à dr. : ant. ♀, crochet normal, fouet rud. ; à g. : ant. ♂ pas de crochet, fouet développé (inversion de l'asymétrie).

Le plus souvent la région antennulaire est la plus touchée. Ex. : n° 315 : à dr. : ant. genre catég. II type 1, patte ♀ ; à g. : ant. catég. III, patte ♂. Aucun individu symétrique n'a été trouvé mais 5 cas d'inversion de l'asymétrie ont été observés.

N° 15 : à dr. : ant. catég. II type 1 (fig. 4) ; à g. : pap. génit. rudimentaire.

N° 19 : à dr. : ant. interm. catég. II type 2 (fig. 20) ; à g. : carap. lég. épaissie et ciliée.

N° 257 : (fig. 6) à dr. : ant. catég. II type 2 courbée ; à g. : ant. catég. I, carapace proche du type ♂.

N° 310 : à dr. : ant. ♂ un peu courte ; à g. : ant. ♀ courbée ( catég. I) et patte ♂ (voir plus haut n° 94).

Cette quatrième catégorie renferme 41 individus parmi lesquels 16 portent la 2<sup>e</sup> anomalie sur la carapace, 17 sur les pattes et 8 sur le postabdomen.

**Catégorie V.** — Sur les animaux de cette catégorie les anomalies antennulaires coïncident avec des aberrations portant sur deux autres parties différentes du corps : carapace et pattes (combinaison la plus fréquente), carapace et postabdomen, pattes et postabdomen. Pour chaque région, la modification peut porter sur un ou sur deux côtés. Voici quelques exemples :

N° 170 : à dr. : a<sup>1</sup> ♂, carap. presque ♂, crochet et fouet ; à g. : ant. ♀ recourbée en avant, carap. interm., patte interm., postabdomen ♀.

N° 234 : à g. : a<sup>1</sup> ♀ recourbée en avant, carap. interm. ciliée, patte ♂. (Les régions non décrites sont toujours du type ♀.)

N° 302 (fig. 7) : à dr. : a<sup>1</sup> ♂, patte interm., crochet faible ; à g. : a<sup>1</sup> ♂ fixe et dirigée vers le bas, carap. très lég. ciliée, patte interm., crochet faible.

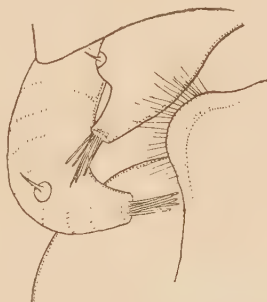


Fig. 6. — Antennules et carapace du n° 257 (× 200).

Les trois régions peuvent n'être que très légèrement modifiées. Ex. :

N° 320 : à g. : a<sup>1</sup> ♀ portant une saillie, carap. interm., pap. génit. rudimentaire.

N° 333 : à dr. : a<sup>1</sup> ♀ portant une protubérance, carap. très

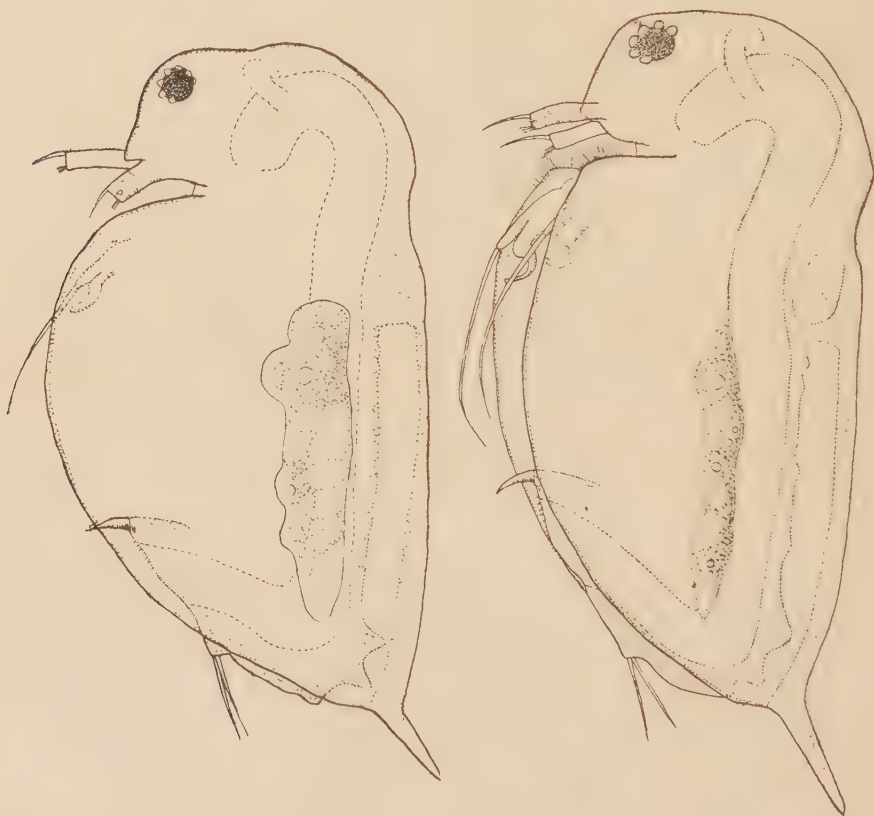


Fig. 7. — N° 302 (× 43).

Fig. 8. — N° 207 (× 43), Type symétrique.

légèrement masculinisée, patte interm., fouet court, crochet rudimentaire.

Le n° 207 (fig. 8) s'est montré tout à fait symétrique : rostre interm., 2 ant. ♂ médiocrement développées, 2 pattes ♂, carapace intermédiaire de chaque côté.

On rencontre quelques cas d'asymétrie inversée :

N° 331 : à dr. : carap. interm., à g. : a<sup>1</sup> ♂ immobile, carap. ♀, patte intermédiaire.

N° 243 (fig. 9) : à dr. : a<sup>1</sup> ♂ immobile, carap. ♀ ; à g. : a<sup>1</sup> ♀ mais carap. interm. ciliée, crochet et fouet rudimentaire.



Fig. 9. — N° 243 ( $\times 43$ ). A dr. : la patte et la carap. sont du type ♀.

**Catégorie VI.** — Dans cette catégorie la masculinisation porte, à la fois, sur les antennules, les pattes, la carapace et le postabdomen, mais à des degrés variables. Un côté est presque toujours plus touché, mais l'autre n'est jamais indemne (exception n° 183). Les animaux sont encore capables de pondre des œufs, mais en petit nombre.

Ex. n° 54 : à g. : ant. ♀ assez longue et recourbée, carap. interm., crochet, fouet, pap. gén. rud. ; à dr. : ant. ♀ portant un rudiment de flagellum ; pond à plusieurs reprises des œufs qui avortent plus ou moins précocement.

N° 183 : à dr. : ant. ♀ assez grosse, recourbée et garnie d'épines (caractères ♂), carapace interm., patte lég. masculinisée, postabdomen offrant une interruption dans la ligne d'épines (caract. ♂); type ♀ à g.; (masculinisation faible répartie sur quatre régions).

N° 235 : à g. : a<sup>1</sup> ♂, carap. type ♂, patte ♂, pap. gén. rud.; à dr. : a<sup>1</sup> ♀ recourbée, carap. presque ♀, patte ♂, pas de pap.. L'animal a eu des portées de 10 ♀, puis de 2 ♀ (sur 6 œufs).

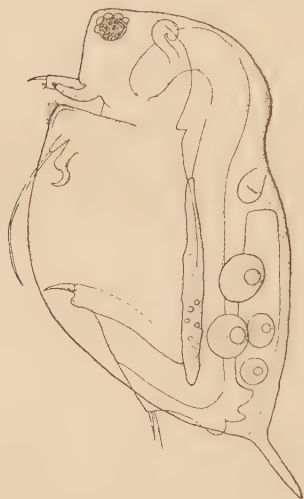


Fig. 10. — N° 250 (× 34).

N° 250 : (fig. 10 et 20) tête et rostre intermédiaires, à dr. : a<sup>1</sup> ♂; à g. : ant. recourbée; des deux côtés, carap. interm. ciliée, patte ♂ et pap. gén. L'animal pond 4 œufs (dont un très petit) qui dégénèrent ainsi que ceux qui se forment ensuite dans l'ovaire.

Dans trois cas l'inversion de l'asymétrie a pu être constatée :

N° 125 : à dr. : a<sup>1</sup> courte, courbée, sans flagellum, carapace un peu épaissie, patte ♂; à g. : type ♀ sauf pap. gén. rud.; forme deux éphippies puis pond des œufs parthénogénétiques [éclosion de 7 ♀ (sur 8 œufs) puis de 9 ♀ (sur 12 œufs)].

N° 269 : à dr. : a<sup>1</sup> ♂ insérée latéralement sur rostre presque ♀, carap. interm., patte ♂, pap. gén.; à g. : a<sup>1</sup> ♀, carap. presque ♂, patte interm. (fouet, pas de crochet), pap. gén. : 2 ovaires qui d'après la coupe paraissent normaux.

Voir aussi n° 45 (§ V, fig. 32).

Les Daphnies pouvant être classées dans cette catégorie sont en petit nombre, environ 24 dont 9 ayant donné des pontes parthénogénétiques; dans ce cas, une partie, au moins, de ces œufs avortent. La plupart des individus offrant une masculinisation aussi poussée possèdent des gonades nettement anormales et se rangent dans la catégorie suivante.

**Catégorie VII.** — Mêmes types morphologiques que précédemment, mais la ponte ne s'effectue pas et les œufs dégénèrent.

rent. Dans un grand nombre de cas l'examen histologique a pu déceler l'existence de glandes mixtes renfermant des cellules germinales ♂ et ♀. Ces ovo-testis sont fréquemment terminés par des canaux déférents plus ou moins bien développés. Voici quelques exemples :

N° 99 : Type ♂, mais à g. l'ant. est un peu renflée à la base et la carapace ainsi que la pap. gén. sont moins accusés; 2 ovo-testis dont les œufs n'occupent que la région médiane.



Fig. 11. — N° 182 ( $\times 43$ ).

N° 182 : (fig. 11) tête type ♀, a' g. type ♂ mais fixe, a' dr., type interm. recourbée et garnie de petites épines dans la région convexe; carapace proche du type ♂ mais peu ciliée surtout à dr.; 2 pattes ♂, pap. gén. à dr. et non à g.; 2 ovo-testis sans canaux déférents, région ♂ réduite et dégénéréscente. Remarquer l'opposition de la tête de forme ♀ et du tronc qui est du type ♂.

N° 273 : (fig. 12) type ♂, mais avec a<sup>1</sup> dr. plus courte et carap. interm. non ciliée à g. ; ovo-testis des deux côtés, partie ♂ réduite ; éphippie anormale.

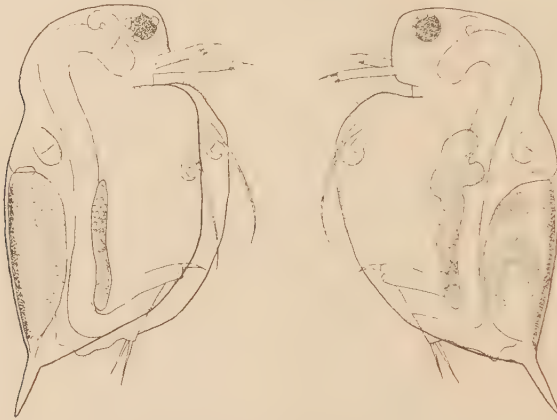


Fig. 12. — N° 273 (× 30). Sur cette figure, ainsi que sur la suivante, la dimension des cellules du gaufrage de l'éphippie a été exagérée.

Les cas d'asymétrie inversée sont d'autant plus fréquents que le nombre des parties masculinisées est plus grand. Ex :

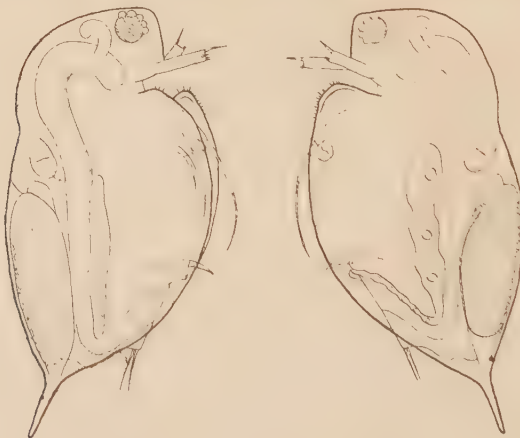


Fig. 13. — N° 258 (× 30).

N° 75 : à dr. : a<sup>1</sup> ♀, carapace et patte ♂, pas de papille ; à

g. : a<sup>1</sup> ♂, carap. interm., patte ♀, pap. gén; ovaires en dégénérescence,

N° 97 : à dr. : a<sup>1</sup> ♂ normale, carap. et patte ♀ ; à g. : a<sup>1</sup> ♂ fixe à extrémité élargie, soie à la base, carap. légèrement ciliée, patte ♀ ; pap. gén. rud. des deux côtés, crochets dorsaux ♀. 2 ovo-testis avec œufs en dégénérescence, pas de canaux déférents.

N° 258 : (fig. 13) à dr. : a<sup>1</sup> ♂ typique, carap. interm., patte interm. presque ♀, pap. gén., ovo-testis sans canal déférent dont la partie ♂ est confinée dans la région moyenne; à g. : a<sup>1</sup> ♂ courte, carapace plus masculinisée qu'à droite, patte ♂, pap. gén. rud., ovo-testis, avec canal déférent, plein d'œufs, à partie ♂ très réduite.

N° 342 : (fig. 14) : tête intermédiaire avec renflement

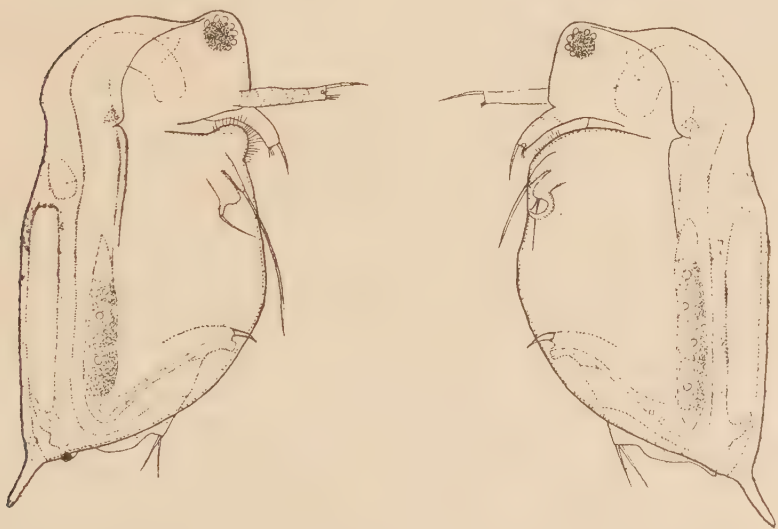


Fig. 14. — N° 342 (× 34).

médian; à dr. : a<sup>1</sup> ♂ mobile, carap. ♂, patte interm. (*fouet* mais *pas de crochet*); à g. : a<sup>1</sup> ♂ fixe dirigée vers le bas, carap. interm., patte interm. (*crochet* et *pas de fouet*), postabdomen type ♂ mais crochets dorsaux interm.; de chaque côté, ovo-testis avec canal déférent.

**Catégorie VIII.** — Les animaux de cette catégorie (en nombre d'environ 18), très masculinisés portent un testicule

plus ou moins normal d'un côté et de l'autre un ovo-testis. Nous n'avons jamais vu un ovaire normal, capable de pondre, faire pendant à un testicule et il n'est pas impossible que les auteurs (KURZ, KUTTNER, BANTA) ayant signalé des faits de ce genre se soient contentés d'apercevoir, *in vivo*, des œufs dans une glande pour la considérer comme un ovaire.

N° 291 : à dr. : a<sup>1</sup> ♂ courte et immobile, carapace et patte ♀ ; à g. : a<sup>1</sup> ♂ normale, carap. interm. patte ♂, postabdomen ♂. A droite, on apercevait, *in vivo*, un testicule avec canal déférent; la coupe a montré sur le côté dorsal une tétrade en formation (fig. 28). Cet individu constitue donc une forme de passage entre cette catégorie et la précédente. A gauche se trou-

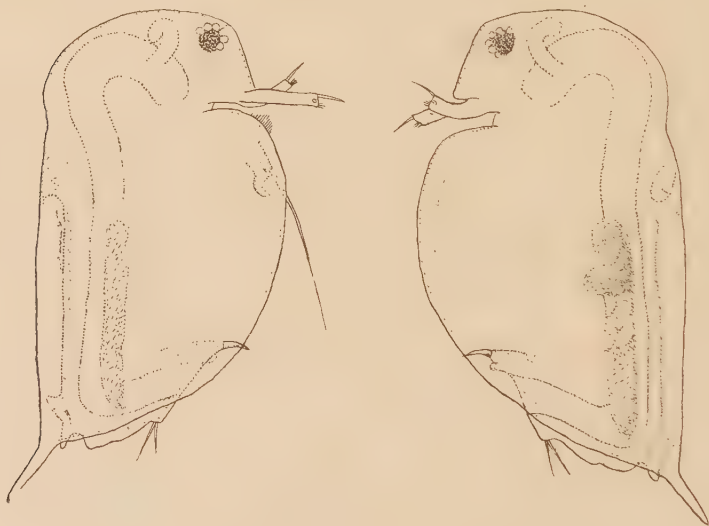


Fig. 15. — N° 284 (× 34).

vaient plusieurs tétrades plus importantes et le canal déférent manquait.

N° 83 *bis* : presque ♂ extérieurement, ant. g. un peu plus courte; testicule normal à g.; ovo-testis (fig. 30) à dr. avec spermatozoïdes et œuf de durée en formation.

N° 98 *bis* : type ♂ avec œil moins proéminent; à dr. la carapace est légèrement arrondie et se rapproche un peu du type ♀ ; à g. : test. normal; à dr. : ovo-testis.

N° 287 : Presque ♂ sauf la patte gauche qui est du type ♀ ; test. à dr., ovo-testis à g.

N° 337 : tête ♀ avec rostre ; à dr. : a<sup>1</sup> ♀ recourbée avec protubérance, carapace presque ♀, patte ♀, ovo testis avec œufs mûrs pleins de matières de réserve, spermatozoïdes et canal déférent terminé en cul-de-sac ; à g. : a<sup>1</sup> ♂, carapace ciliée, patte ♂, test. mûr normal mais dépourvu de canal déférent ; postabd. interm, 2 pap. gén. rud. et crochets dorsaux peu développés.

Un cas d'inversion de l'asymétrie est offert par le n° 284 (fig. 15) : à dr. : a<sup>1</sup> et patte ♂, carap. ciliée, test. dépourvu de canal déférent, pas de papille ; à g. : a<sup>1</sup> ♂ fixe et recourbée carapace non ciliée, patte ♀, pap. gén., ovo-testis (fig. 29) ; tête et crochets dorsaux de forme intermédiaire.

**Catégorie IX.** — Cette catégorie comprend les animaux munis de deux testicules mais présentant quelque altération du type ♂ normal. Ils sont peu nombreux (5 ou 6). Ex. :

N° 79 : (fig. 16) : type ♂ parfait sauf pour la carapace légèrement arrondie à sa partie moyenne et les antennules : celle de droite se rapproche du genre de la catég. I, par un appendice saillant et sa soie basale ; celle de gauche est plus longue et mobile mais dépourvue de flagellum.

N° 144 : a<sup>1</sup> gauche ♂ mais la région portant le flagellum est retroussée ; carap. interm., ♂ pour le reste.

N° 175 : (fig. 17) à dr. : a<sup>1</sup> courte et légèr. courbée, carap. interm. portant une encoche, pas de crochet ; à g. : carap. interm., pas de crochet, fouet court et recourbé à sa base ; pap. gén. peu saillantes, crochets dorsaux intermédiaires.

N° 200 : la région oculaire est moins haute que la région médiane de la tête.

N° 326 : ant. g. plus courte, tête de forme intermédiaire.

On a pu voir, par les descriptions précédentes ce qu'une classification fondée sur le nombre des organes modifiés avait d'arbitraire, attendu que chacun de ceux-ci peut être touché à des degrés divers. Cette impression sera confirmée par l'étude



Fig. 16. — N° 79 (× 35).

de quelques types aberrants ne pouvant être rangés avec exactitude dans les catégories précédentes.

Tous les intersexués décrits jusqu'ici offraient des anomalies antennulaires; trois exceptions peuvent être citées. Dans les deux premiers cas (191 et 223) seul le côté droit de la carapace,



Fig. 17. — N° 175 ( $\times 47$ ).

épaissi et cilié, était masculinisé. Le n° 277 présentait de plus 2 papilles génitales.

Nous avons vu que les individus, chez lesquels l'intersexualité atteint quatre sortes d'organes, n'ont presque jamais de gonades normales. Exceptionnellement l'impossibilité de pondre, suivie de la dégénérescence des œufs peut se rencontrer chez des animaux appartenant aux cinq premières catégories. Ex. :

N° 167 (catég. I) : l'ant. dr. est recourbée et renflée inférieurement. Les deux ovaires sont atteints de dégénérescence graisseuse.

Les nos 52 et 185 bien qu'appartenant morphologiquement à la catég. IV ont des ovaires dégénérésents; le second porte

même, à g., où se trouve une patte ♂, une ébauche de canal déférent.

Le n° 243 (catég. V) porte à dr. un ovaire dégénéré et à g. un ovo-testis contenant des spermatogonies.

Le n° 181 qui n'a pu être examiné histologiquement semble être dans le même cas. A part le post-abdomen qui est du type femelle, l'animal est d'ailleurs très masculinisé. Les œufs ne purent également être pondus par le n° 37 (fig. 18) catég. V : à dr. ant. ♀ avec protubérance, carap. lég. masculinisée, à g. a<sup>1</sup> ♂; crochets dorsaux ♀, pap. génit. des 2 côtés.

Le n° 336 rentre morphologiquement dans la catég. V car son post-abdomen est du type ♀ ; pourtant il porte à dr., côté masculinisé, (a<sup>1</sup>, carap. et patte ♂), un testicule sans canal déférent et à g. (a<sup>1</sup>, carap. et patte ♀) une glande, ovaire ou ovo-testis, dont les œufs non pondus ont dégénéré. L'animal est mort sans pouvoir être fixé.

Tous ces faits montrent qu'il est impossible de dégager des lois de corrélation dans la variation des organes. On peut, tout au plus, faire quelques remarques : Les antennules, si caractéristiques des sexes, sont plus souvent touchées que les autres organes, ce qui provient sans doute de la précocité de leur différenciation dans l'embryon. Les gonades sont beaucoup moins fréquemment atteintes que les organes externes, et l'anomalie dont elles sont atteintes est généralement d'autant plus forte que l'animal est plus masculinisé. Notons également que leur symétrie est beaucoup plus grande que celle des autres régions ; ce fait s'explique si l'on se rappelle que d'après GROBBEN (79) les glandes génitales ne se séparent en deux masses distinctes que postérieurement à la différenciation des appendices.

La taille des intersexués des trois ou quatre premières caté-

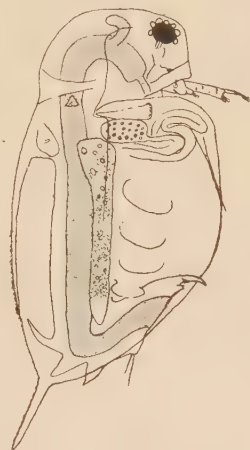


Fig. 18. — N° 37 (× 30).  
 Sous le muscle abducteur de l'antenne, se voit la glande antennaire triangulaire.

gories ne diffère pas de celle des femelles normales; elle se réduit ensuite d'autant plus que l'animal est plus masculinisé. Il est remarquable que, même lorsque la carapace est d'un type sexuel différent à droite et à gauche, on n'observe jamais de distorsion latérale comme chez certains insectes gynandromorphes. La taille est en effet conditionnée par le métabolisme général qui ne peut se concevoir qu'indivis et uniforme pour l'être tout entier.

### III. — Morphologie des organes intersexués

On a vu, par les individus intersexués décrits au chapitre précédent, que les diverses régions du corps étaient modifiées indépendamment les unes des autres. L'étude particulière des organes aberrants va montrer que cette absence de corrélation se retrouve dans les plus petites parties.

Lorsqu'il s'agit d'examiner des détails très fins, il y a généralement avantage à employer pour l'étude, la mue qui reproduit fidèlement les moindres particularités de la morphologie externe. Malheureusement la grande transparence de la dépouille chitineuse est parfois gênante, surtout lorsqu'on désire, pour la conserver, monter celle-ci dans un médium plus réfringent que l'eau. On peut remédier à ce défaut par la coloration, pour laquelle nous avons établi une technique spéciale : La pièce à colorer est immergée pendant un quart d'heure dans une solution concentrée de sulfate ferrique. On rince à l'eau distillée, puis l'on fait agir une solution de pyrogallol dans l'eau distillée. L'objet prend rapidement une teinte bleue virant bientôt au brun foncé. On laisse une demi-heure dans le colorant et après avoir soigneusement lavé la mue dans l'eau distillée, on la monte dans la gélatine glycinée.

Par ce procédé, nous avons pu, en conservant les mues successives d'un même individu, garder l'image fidèle des stades de croissance d'un même organe (voir par exemple les trois mues *a*, *b*, *c*, de l'antennule du n° 204, fig. 19).

*Antennules.* — En raison de la grande divergence qu'ils présentent suivant le sexe et de la fréquence avec laquelle ils sont modifiés chez les intersexués, ces organes sont ceux dont l'étude est la plus démonstrative.

Rappelons brièvement leurs caractéristiques :

Antennule ♀ (fig. 1, a<sup>1</sup> et fig. 5, second plan) : petite, sub-cylindrique, lisse, immobile, dirigée vers le bas légèrement en



Fig. 19. — En haut, antennule dr. d'un ♂ normal de *D. atkinsoni* (× 150). J. ♀ n., antennules et rostre d'une jeune ♀ normale venant d'éclore. I et II, ant. gauche du n° 39<sup>4</sup> à l'éclosion et après trois mues. a, b, c, trois stades de croissance de l'ant. dr. du n° 201<sup>4</sup> d'après les 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> mues (× 285).

avant, insérée sous le rostre ; soie sensitive latérale, à la base, près de l'insertion.

Antennule ♂ (fig. 2 et 19) : longue, cylindrique, avec région rétrécie près de l'extrémité distale, recouverte de lignes épineuses transversales, mobile, dirigée normalement en avant.

L'extrémité, légèrement dilatée, porte, en plus des bâtonnets, un flagellum biarticulé muni d'une sorte de brosse à son extrémité et la soie sensitive, latéralement, du côté externe.

L'ébauche antennulaire apparaît de bonne heure, peu après celle de l'antenne et avant tous les autres appendices. Par la suite, l'antennule présentera chez l'embryon et chez le jeune

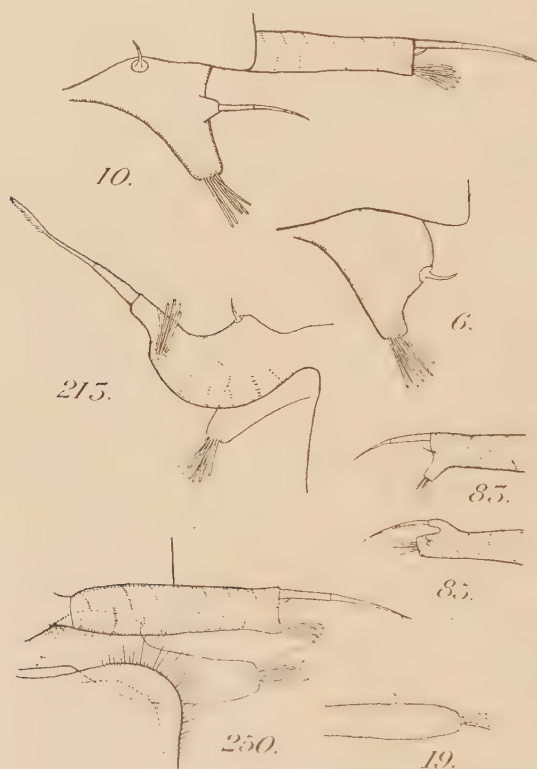


Fig. 20. — Antennules anormales : n° 6 et 10 (au second plan a<sup>1</sup> ♂ plus réduite) ( $\times 200$ ); n° 213 (d'après la mue) et n° 250 ( $\times 140$ ); nos 19, 83 et 85 ( $\times 100$ ).

une taille relativement plus grande que chez l'adulte. A la naissance, elle se montre constituée, chez la femelle, par un gros mamelon conique terminé par les bâtonnets; la soie sensitive, relativement grande et bien dégagée est très visible (J. ♀ n. fig. 19). Chez le ♂ venant d'éclore l'antennule est déjà

d'assez grande taille et permet de reconnaître facilement le sexe, mais elle a la même direction que celle de la ♀ et est dépourvue de flagellum. Ce n'est qu'à la 3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> mue qu'elle atteint son aspect normal. Le flagellum apparaît vers la 2<sup>e</sup> mue sous la forme d'une petite protubérance.

On peut étudier une première série d'appendices intersexués reproduisant plus ou moins fidèlement les principaux stades de croissance de l'antennule mâle.

On voit fréquemment des antennules de type ♀ ayant à leur base une protubérance qui porte la soie et la ramène en avant

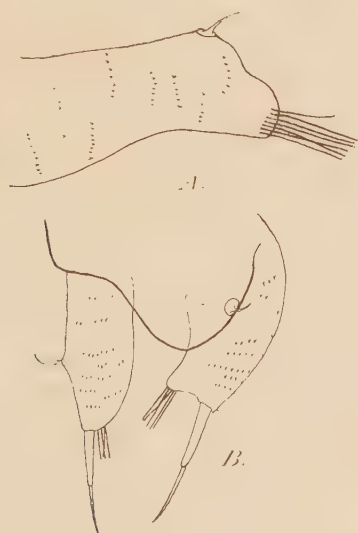


Fig. 21. — A, a<sup>1</sup> dr. du n° 240 ; B, 2 a<sup>1</sup> du n° 305 (d'après les mues) (× 190).

(n° 6, fig. 20, n° 257, a<sup>1</sup> g., fig. 6). Des antennules plus masculinisées présentent souvent ce type à l'état jeune (n° 39, I, fig. 19). Une accentuation de cette disposition, rapprochant soie et bâtonnets, reproduit un type très voisin de l'antennule du jeune ♂ (n° 240, fig. 21). L'allongement de l'appendice, l'apparition de l'ornementation épineuse et du flagellum, conduisent par étapes à la réalisation typique de l'organe que possède le mâle adulte.

En dépit d'un développement normal, l'antennule ♂ des

intersexués peut garder l'immobilité et la direction de l'organe ♀ correspondant; l'immobilité est due alors, non à l'absence de musculature, mais à la rigidité et à la forme de l'insertion (voir par exemple n° 302, fig. 7 et n° 342, a' g., fig. 14). La soie sensitive peut occuper des places variables le long de l'antennule, indépendamment du stade de développement présenté par celle-ci (Ex. : n° 305, fig. 21 et n° 195, fig. 5). On trouve fréquemment des appendices courbés de diverses façons (Ex. : n° 257, a' dr., fig. 6 et n° 213, fig. 20) et dans ce cas la région convexe est exclusivement ou plus abondamment garnie d'épines, ce qui semble indiquer que la flexion provient d'un plus grand développement de la région plus masculinisée. Les bâtonnets ou le flagellum sont parfois portés par une sorte de diverticulum de l'antenne (nos 83 et 85, fig. 20).

Le rostre où s'implantent ces antennes revêt souvent une forme intermédiaire; d'autres fois il est asymétrique, relevé et émoussé du côté où s'insère l'appendice mâle. On trouve néanmoins fréquemment des antennules ♂ insérées latéralement (n° 250, fig. 10 et 20) ou inférieurement (fig. 7) sur un rostre femelle.

Une seconde série montre que la présence du flagellum peut être indépendante des autres caractères mâles. Tandis que chez le mâle celui-ci n'apparaît que lorsque l'antennule a presque atteint sa forme définitive, il se montre chez de nombreux intersexués sur des appendices qui, par la forme et la taille, se rapportent au type femelle. Le flagellum est, dans ce cas, généralement issu d'une protubérance ou d'un diverticulum saillant de diverses régions de l'appendice (n° 10, fig. 20 et nos 27, 192, 202, fig. 22). Certaines antennules, chez lesquelles la protubérance existe seule (fig. 22 à dr.) peuvent être considérées comme des formes de passage conduisant à la disposition précédente. Le flagellum apparaît toujours assez tardivement, parfois même après une première ponte.

De prime abord, il semble que l'on soit, dans ces derniers cas, en présence d'organes femelles évoluant secondairement vers le type mâle, mais les cas aberrants précédemment décrits et, mieux encore, l'ensemble de ce travail montrent qu'un appendice, pas plus qu'un individu, ne présente pas nécessairement, dans toutes ses parties, une évolution sexuelle

homogène et synchrone. Des antennules de ce type peuvent d'ailleurs se rencontrer chez des intersexués possédant, de l'autre côté, un appendice mâle typique (n° 10, fig. 20).

Quand on regarde quelques-uns des types d'antennules aber-



Fig. 22. — Antennules genre catég. I (à dr.) et catég. II type 1 (à g.) ( $\times 200$ ).

rantes que nous figurons, on ne manque pas d'être frappé par la ressemblance qu'elles affectent avec certaines formes réalisées normalement chez d'autres espèces de Daphnides

C'est ainsi que l'a<sup>1</sup> g. du n° 74 (fig. 33) reproduit le type d'a<sup>1</sup> ♂ de *D. pulex* ; l'a<sup>1</sup> dr. n° 19 (fig. 21) est la copie de l'a<sup>1</sup> ♀ des *Moïna* ; certaines antennules, dont la soie est reportée en avant (genre n° 6, fig. 20), rappellent des types d'a<sup>1</sup> ♀ de *Simocephalus* ou de *Scapholeberis* ; l'a<sup>1</sup> g. n° 195 (fig. 5) présente une disposition analogue à celle de certaines a<sup>1</sup> ♂ de *Ceriodaphnia*. ASHWORTH (13, p. 316) avait déjà noté ce fait et y voyait une preuve de l'affinité génétique des genres. Ces ressemblances nous suggèrent une autre idée, à savoir l'existence de degrés

dans la différenciation sexuelle des divers genres ou espèces de la famille des Daphnides. Cette hypothèse n'a plus rien de choquant maintenant que l'on tend de plus en plus à voir dans le sexe une caractéristique capable de manifester des degrés, une notion non plus seulement qualitative mais quantitative. On sait par les expériences de RIDDLE (Pigeons à deux ovaires),

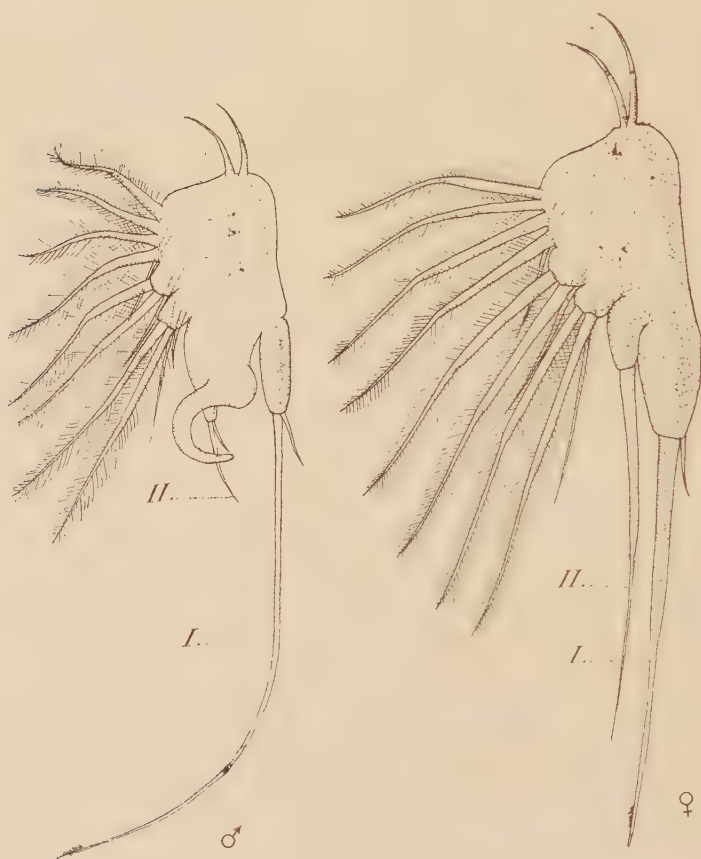


Fig. 23. — Premières pattes droites normales mâle et femelle (d'après la mue) ( $\times 122$ ).

de STEINACH (hypermasculinisation d'un castrat consécutive à la greffe) et les observations de MORGAN (super-mâles d'*Unca* à deux grosses pinces) qu'il est même possible d'exalter les

caractères sexuels normaux d'un individu. Il est permis de voir dans les formes intersexuelles de *D. atkinsoni*, espèce à types sexuels très opposés, des étapes de différenciation morphologique auxquelles se sont arrêtés certains genres de Daphnides.

*Pattes.* — La constitution des pattes de la première paire est assez compliquée et demande à être schématisée. Un tronc cylindrique (fig. 23) porte, en plus de la lame branchiale externe, 12 soies principales réparties de la manière suivante : en haut, deux soies en forme de crochets servant, ainsi que les griffes du postabdomen, à débarrasser la région buccale des détritux pouvant l'obstruer ; latéralement 3 groupes de soies ciliées repliées vers l'intérieur : 4 soies partant directement du tronc puis deux groupes de deux, portées par une pièce basilaire. Derrière cette première rangée se trouve une autre comprenant 3 soies secondaires (4 chez le ♂) peu ou pas ciliées. Enfin, à la partie antéro-inférieure du tronc partent 2 soies importantes portées chacune par une région basilaire assez large et qui sont, l'une et l'autre, caractéristiques du sexe. Chez la ♀, les deux soies ne diffèrent guère que par la taille : l'antérieure (I, fig. 23) est la plus développée et présente à la base de son insertion une soie minuscule. Chez le ♂ la soie antérieure s'allonge considérablement et forme le fouet (I à g., fig. 23) sa partie basilaire est étroite et mobile. Par contre, la région d'où part l'autre soie (II à g., fig. 23) est fortement élargie et porte un crochet destiné à retenir la femelle lors de l'accouplement. Cette soie (II) est beaucoup plus courte que chez la ♀ mais, à côté d'elle, part une seconde soie assez réduite.

Chez le jeune ♂ le crochet est rudimentaire et les deux soies (I et II) ne diffèrent pas plus entre elles que chez la ♀.

C'est une disposition analogue que devraient présenter les intersexués si l'on admet qu'ils proviennent d'un revirement dans la dominance sexuelle (GOLDSCHMIDT). Effectivement plusieurs d'entre eux portent de tels appendices (n° 184, fig. 24) mais d'un seul côté, la symétrie étant exceptionnelle. A la vérité, la plupart des pattes intersexuées que nous avons examinées offrent des dispositions beaucoup plus complexes, de sorte que, là encore, on est forcé de reconnaître l'indépendance de variation des parties d'un même organe. Voici quelques exemples :



Fig. 24. — Première patte droite intersexuée du n° 184 (d'après la mue), (X 186).

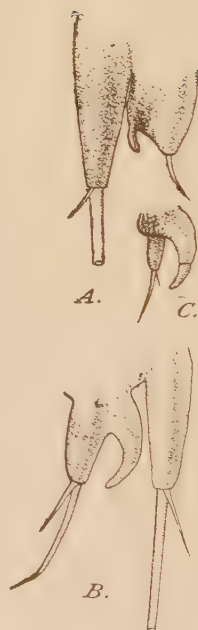


Fig. 25. — A, première patte g. inters. du n° 3; crochet à peine ébauché. — B, première patte dr. inters. du n° 251; crochet rudimentaire (X 122). — C, crochet anormal biarticulé de la patte dr. du n° 263 (X 100).

On observe fréquemment des pattes offrant le type ♂ mais sans crochet (n° 173, 175, fig. 17 côté droit, 181, 185, 269, 342, fig. 14 à g.), celui-ci est parfois représenté par un petit appendice (n° 3, fig. 25) ou demeure à l'état rudimentaire (n° 251, fig. 25). Lorsque le crochet manque totalement il n'est pas rare de voir la partie basilaire de la seconde soie se recourber en imitant la forme du crochet (n° 342, fig. 14 à g.).

Dans d'autres cas, on trouve au contraire un crochet bien développé sur des pattes munies d'un fouet court semblable à la soie ♀ (n° 243, fig. 9). Trois fois, nous avons pu constater sur un même animal, de part et d'autre, la présence des deux types (crochet sans fouet et fouet sans crochet), réalisant ainsi une inversion compensatrice de l'asymétrie (n° 94, 269, 342, fig. 14). Les pattes intersexuées peuvent porter 3 soies secondaires (type ♀) ou 4 (type ♂) indépendamment de leurs autres particularités.

Signalons également quelques cas bizarres : l'atrophie presque complète du fouet (n° 242) ou la flexion de sa base (n° 175 à g. fig. 17), la présence d'une articulation au milieu du crochet (n° 263, C, fig. 25).

Les pattes intersexuées peuvent faire pendant soit à des pattes normales ♂ ou ♀, soit à des appendices anormaux.

*Carapace.* — Elle offre très rarement le type ♂ normal chez les intersexués mais réalise presque toujours une disposition intermédiaire soit dans son contour, soit dans l'importance de sa ciliation. Les deux côtés varient indépendamment l'un de l'autre (n° 199, fig. 26). On observe parfois, sur les valves, des encoches (n° 175 à dr. fig. 17) qui sont peut-être imputables à leur formation intersexuelle.

*Postabdomen.* — On peut trouver tous les termes de passage entre le type ♀ et le type ♂, bien que ce dernier ne soit guère réalisé complètement que dans la IX<sup>e</sup> catégorie. Le premier indice de masculinisation de cet organe est fourni par une interruption dans la ligne épineuse qui doit être continue chez la femelle ; dans ce cas, la région qui précède les griffes est fréquemment proéminente (n° 246, à g. fig. 27). On observe ensuite tous les intermédiaires entre la papille génitale de taille normale et son ébauche. Il faut noter que la présence de la papille n'implique nullement l'existence d'un canal déférent et que les

deux côtés du postabdomen varient indépendamment l'un de l'autre. Trois fois (nos 77, 161, 341, fig. 27), nous avons vu une papille minuscule occuper une place inaccoutumée sur le postabdomen ; de l'autre côté se trouvait une papille normale.

Les crochets abdominaux dorsaux, presque nuls chez le ♂



Fig. 26. — Mue de la carapace du n° 199, type ♀ à dr., type interm. très masculinisé à g. (× 32).



Fig. 27. — Parties terminales des postabdomens intersexués des nos 246 (en haut) et 341 (en bas), d'après les mues (× 100).

(fig. 2) et très développés chez la ♀ (fig. 1), offrent des formes intermédiaires chez les intersexués très masculinisés (Ex. : nos 207, fig. 8 ; 250, fig. 10 ; 302, fig. 7 ; 342, fig. 14).

De l'étude détaillée des organes comme de celle des individus se dégage la même impression. Il n'y a pas de corrélation entre les variations sexuelles des diverses parties du corps.

#### IV. — Les glandes génitales des intersexués

Parmi les premiers auteurs ayant décrit des anomalies sexuelles chez les Cladocères, les uns se sont exclusivement attachés à la

description des formes extérieures, les autres se sont bornés à mentionner la présence de glandes normales : soit de deux ovaires, soit d'un ovaire d'un côté et d'un testicule de l'autre (KURZ, KUTTNER). BANTA, dans sa première note, a signalé brièvement l'existence de glandes mixtes dans la phrase suivante : « the same individual, even the same sex gland, may develop eggs and sperm at the same time or sperm at one time and eggs at another time » (16, p. 582).

Les nombreux individus que nous avons eu l'occasion d'examiner vont nous permettre d'apporter quelques précisions. Il est d'autant plus utile de spécifier, dans chaque cas, l'état des gonades que beaucoup de biologistes, s'appuyant sur la théorie des hormones, si fertile chez les vertébrés, s'obstinent à rechercher partout une relation causale entre les caractères primaires et les caractères secondaires.

Rappelons brièvement la constitution des gonades normales.

Le testicule jeune consiste en une masse allongée formée de cellules spermatogoniales et enveloppée dans une mince paroi membraneuse se terminant en canal déférent. A l'état adulte il est rempli de spermatozoïdes, courts bâtonnets de 4 à 5  $\mu$  de longueur et les spermatogonies ne forment qu'un revêtement de quelques couches à l'intérieur de la paroi. CHAMBERS (13) a montré comment les spermatogonies évoluent par « îlots » jusqu'au stade spermatozoïde. A ce moment, les îlots confluent pour ne plus former qu'une masse de sperme enrobant les spermatozoïdes libres.

A l'état jeune, l'ovaire ne se distingue guère du testicule, mais les cellules germinales ne tardent pas à se transformer en oocytes et en œufs. Sur une glande mûre, on voit qu'elles naissent uniquement de la région inférieure d'un *germarium* dont les cellules augmentent progressivement de taille en s'éloignant de leur point d'origine. Elles apparaissent par groupes de quatre ou *tétrades*, dont seule la troisième cellule en partant du *germarium* est destinée à donner un œuf après avoir absorbé les trois autres. Les œufs augmentent encore considérablement de volume en se remplissant de vitellus et de graisse et sont pondus quelques minutes après la mue. Ils se fraient un passage à travers les cellules du *germarium* puis s'engagent dans l'oviducte, formé par une couche de cellules épithéliales revêtue

intérieurement d'une mince paroi chitineuse. Vu l'exiguïté de l'orifice, les œufs sont en quelque sorte éjectés, les globules vitellins passant à la file comme les grains d'un sablier. Pendant la ponte, l'œuf revêt ainsi la forme d'un bissac pour prendre ensuite, dans la cavité incubatrice, celle d'un croissant, puis d'une sphère.

Nous avons déjà eu l'occasion d'indiquer, au chapitre II, que la grande majorité des individus intersexués possèdent des ovaires normaux. Un très petit nombre d'entre eux portent deux testicules (catég. IX). Nous avons rangé dans les catégories VII et VIII les animaux présentant soit deux glandes anormales soit un testicule et un ovotestis.

Un premier point à examiner est celui de la fécondité. Celle-ci ne semble nullement diminuée chez les animaux portant des anomalies légères, tels que ceux qui sont classés dans les trois ou quatre premières catégories; mais il est remarquable que chez les individus des catégories suivantes, portant des ovaires d'apparence tout à fait normale et nourris copieusement, les pontes ne dépassent jamais un certain maximum notablement inférieur aux chiffres habituels. Ces œufs, pondus en petit nombre, éclosent généralement normalement mais, dans quelques cas, il y a un certain déchet, quelques-uns d'entre eux dégénérant à un stade plus ou moins avancé (voir les exemples cités au chapitre II, catég. VI).

Il nous a même été donné d'observer un embryon anormal fort curieux, déjà décrit par ailleurs (18). Il s'agissait d'une dissociation des blastomères, donnant à l'embryon l'apparence d'une petite morula dont chaque cellule serait munie d'une sorte de pseudopode à croissance rapide. Un phénomène d'osmose était probablement cause de ces productions bizarres.

Un degré de plus dans l'anomalie est marqué par la suppression de la ponte. Bien que l'ovaire soit rempli d'œufs mûrs, ceux-ci ne sont pas évacués après la mue, comme d'habitude, et après quelques mues stériles, on assiste à leur dégénérescence. Ils s'infiltrent de plus en plus de graisse, ce qui leur donne, en lumière réfléchie, une couleur blanchâtre analogue à celle des œufs de durée. L'impossibilité d'évacuer les œufs provient, le plus souvent, d'une malformation de la partie inférieure de l'ovaire qui porte parfois une ébauche de canal déférent.

Cette impossibilité de pondre, suivie de la dégénérescence des œufs, affecte généralement les deux ovaires mais dans quelques cas un seul côté est atteint (n° 214, voir Tableau II). Elle peut même succéder à une ponte effectuée normalement ; mais alors les œufs pondus sont en nombre très restreint et souvent avortent (Ex : n° 161 catég. VI : ov. dr. dégénère ; ov. g. pond 1 œuf d'où sort une ♀ puis s'infiltre de graisse et dégénère ; n° 237 catég. V : pond plusieurs œufs qui avortent puis, les ovaires dégénèrent).

Lorsqu'on pratique des coupes <sup>(1)</sup> à travers ces glandes anormales on ne trouve parfois que des œufs, dont plusieurs dans un état plus ou moins avancé de dégénérescence, envahis par la graisse et réduits à leurs substances de réserve, mais, le plus souvent, on distingue des cellules germinales mâles : amas de spermatogonies ou de spermatocytes, îlots de spermatides ou de spermatozoïdes. Ceux-ci peuvent se rencontrer dans diverses régions de la gonade, entourés par les œufs ou leurs produits de dégénérescence.

Comment doit-on concevoir la formation et l'évolution de ces glandes mixtes ou ovo-testis ? L'observation sur le vivant ne peut apporter d'indications suffisantes et la méthode des coupes interdit de suivre l'évolution d'une gonade. Il faut donc se contenter d'interpréter les séries de coupes fournies par plusieurs individus. Il ressort de cette étude que, dans la majorité des cas tout au moins, les ovo-testis doivent être considérés comme des testicules dans lesquels des œufs se sont développés secondairement. Cette manière de voir est d'ailleurs en accord avec les enseignements de la morphologie externe qui montre qu'un développement orienté vers le sexe mâle a été, par la suite, enrayé et détourné de sa direction primitive par la prédominance de facteurs femelles <sup>(2)</sup>. Notons que dans les glandes mixtes les éléments mâles s'arrêtent généralement à

(1) La plupart de nos échantillons ont été fixés au Bouin alcoolique et colorés à l'hémalum-éosine ; tel est, en particulier, le cas des n° 83 bis, 284, 291 dont les coupes sont figurées ci-contre. D'autres exemplaires furent fixés au Flemming ou au Carnoy et colorés à l'hématoxyline au fer.

(2) Il est bien entendu que l'emploi des mots facteurs ou déterminant n'implique nullement l'adoption des théories particulières ; ce sont des mots commodes pour désigner la ou les causes qui déterminent l'apparition d'un sexe.

un stade jeune, spermatogonies, spermatocytes ou spermatides ; les spermatozoïdes libres sont rares.

Voici quelques exemples illustrant les conclusions précédentes : Le n° 291 (voir chap. II, catég. VIII) semble, *in vivo*, avoir un testicule à droite, tandis que de l'autre côté on distingue une glande renfermant des œufs. La coupe de l'animal montre, en effet, à droite, un testicule demeuré à un stade jeune, rem-



Fig. 28. — Région moyenne du testicule droit du n° 291 montrant une jeune tétrade ( $\times 600$ ).

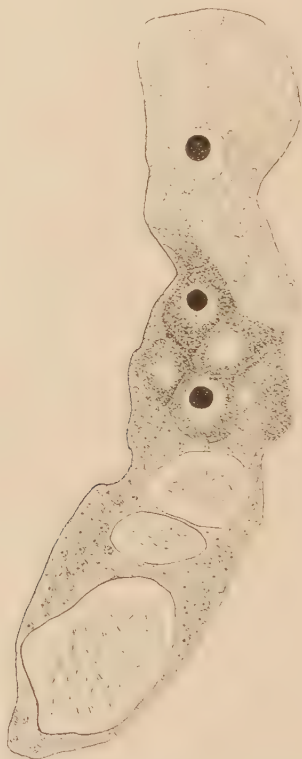


Fig. 29. - Ovo-testis gauche du n° 284. Les œufs sont confinés dans la moitié supérieure ( $\times 215$ ).

pli de spermatogonie, avec quelques régions dégénéréscentes et des infiltrations de graisse mais, vers le milieu de la longueur de la glande, on aperçoit, latéralement, 4 cellules volumineuses (fig. 28) constituant à n'en pas douter une tétrade jeune (rappelle ce que ZOGRAF (17) a trouvé chez *Apus*). L'autre glande

offre un aspect analogue, mais à un stade plus avancé : on distingue dans la région inférieure, refoulant les spermatogonies, une grosse tétrade et d'autres cellules femelles moins développées. Le n° 284 (fig. 15) possède, à droite, un testicule dépourvu de canal déférent, à développement retardé, rempli de spermatides (bâtonnets spermatiques encore inclus dans le noyau) et à gauche un ovo-testis typique (fig. 29). Contrairement au cas précédent, c'est ici la région inférieure qui contient les spermatogonies et les îlots de spermatides ; dans la région moyenne, on distingue des œufs en croissance, tandis que la partie supérieure est occupée par un œuf mûr, rempli de matières de réserve. Le n° 98 bis (voir catég. VIII) possède, à droite, un *ovo-testis* contenant dans la région médiane un certain nombre d'œufs parthénogénétiques et un œuf de durée en formation. Le reste de la gonade, terminée d'ailleurs par un canal déférent est rempli de spermatogonies et de spermatides. L'ovo-testis du n° 83 bis ( catég. VIII) offre une structure analogue mais avec des îlots de spermatozoïdes libres (fig. 30). Le n° 99, presque mâle extérieurement, possède deux ovo-testis dans lesquels les œufs sont confinés dans la région médiane. Dans beaucoup de cas, la partie mâle est réduite à de minuscules îlots de spermatides.



Fig. 30. — Ovo-testis droit du n° 83 bis. On distingue 3 îlots de spermatozoïdes (s) dans la moitié inférieure de la glande ( $\times 252$ ).

Ces glandes mixtes sont parfois terminées par un canal déférent normal mais, le plus souvent, celui-ci se réduit à une

ébauche plus ou moins importante. La glande peut même se terminer en cul-de-sac. Il n'y a d'ailleurs aucun rapport strict entre le développement du canal déférent et la constitution histologique de la gonade. Ex. : n° 258 : ovo-testis g. avec canal déférent, partie ♂ réduite à un ilot confiné à la partie inférieure ; ovo-testis droit analogue, mais sans canal déférent ; n° 284 : testicule droit à développement retardé, mais sans œufs, pas de canal déférent.

A la question des glandes génitales se rattache celle de la teneur en graisse.

On a insisté, ces derniers temps, sur la différence de métabolisme qui, en dehors des dissemblances morphologiques, permettrait de distinguer le mâle de la femelle. En particulier chez les Daphnies, G. SMITH (15) a souligné la différence qui existe, dans la teneur en graisse et en glycogène, entre les femelles parthénogénétiques d'une part et les éphippiales et les mâles d'autre part. Pour cet auteur, c'est en modifiant le métabolisme que les diverses conditions expérimentées par lui (température, accumulation [« crowding »]) agiraient sur la répartition des individus sexués. L'accumulation de glycogène déterminerait la reproduction parthénogénétique, tandis que la forte teneur en graisse serait en rapport avec la reproduction sexuée.

Si la quantité de glycogène, décelée par la réaction de l'iode ioduré, nous a paru différer fort peu dans les deux sexes, il n'en est pas de même pour la graisse. On peut constater facilement, même à l'œil nu, que dans des conditions nutritives semblables les mâles renferment des réserves adipeuses (généralement colorées en rouge-orangé) beaucoup plus considérables que celles des femelles parthénogénétiques. Mais ce fait ne dépendrait-il pas simplement du fonctionnement des ovaires, absorbant les graisses au fur et à mesure de leur assimilation ? Les observations suivantes nous semblent plaider en faveur de cette manière de voir.

1° Aucune différence n'est observée chez les animaux mal nourris, mais alors les femelles sont à peu près stériles. Dès que l'alimentation devient favorable, les mâles se chargent de corpuscules graisseux et les femelles pondent abondamment.

2° Lorsque des femelles sont accidentellement stériles, leur

corps est bourré de globules graisseux aussi abondamment que celui du mâle. C'était, en particulier, le cas chez des femelles ayant subi une sorte de castration parasitaire par infestation de microsporidies (probablement *Pleistophora acuta* Moniez).

3° Lorsqu'un seul ovaire ne fonctionne pas, la graisse est plus abondante de ce côté.

4° Le corps des gynandromorphes incapables de pondre est peu à peu envahi par la graisse. Celle-ci est, au contraire, en quantité normale lorsque les pontes se produisent régulièrement.

Il n'est pas étonnant que les femelles éphippiales, bien nourries, accumulent de la graisse, car la formation des deux œufs de durée absorbe nécessairement moins de graisse que celle de nombreux œufs parthénogénétiques.

On voit, par l'exposé de ces faits, sans qu'il soit nécessaire d'insister, que la teneur en graisse des gynandromorphes est en rapport, non avec le degré d'intersexualité totale, tel que le révèle la morphologie, mais avec la nature et le fonctionnement des glandes (<sup>1</sup>).

(<sup>1</sup>) En expérimentant sur des animaux plus gros que les Cladocères, il y aurait de bien curieuses études à faire sur le métabolisme des intersexués et des gynandromorphes.

Il est remarquable que chez les Insectes, le sang de l'un des sexes est toxique pour l'autre. Chez un *Lymantria*, genre de Bombycien ayant fourni un grand nombre d'anomalies sexuelles, le mélange des hémolymphes du mâle et de la femelle provoque un abondant précipité qui ne se produit pas lorsque celles-ci proviennent d'individus de même sexe (O. STECHE, *Zeit. indukt. Abstam. Vererb.*, VIII, 1912).

On peut admettre *a priori*, que les caractéristiques humérales des intersexués résultent du mélange ou, mieux, de l'interaction des produits de métabolisme propres au sexe mâle et au sexe femelle. Il s'agit, en tout cas, d'un milieu interne nouveau, différent, et il est très significatif qu'il ne provoque pas, sur la totalité des organes de l'individu anormal, des formes sexuelles également nouvelles, inédites, pour ainsi dire, mais coexiste avec une juxtaposition, soit de formes sexuelles normales, soit de formes intermédiaires réductibles à des formes normales à développement rudimentaire. De toute évidence, il n'y a pas de rapport étroit entre le métabolisme général, caractéristique indivise de l'animal, et les formes sexuelles opposées offertes par la morphologie.

Il résulte de ces considérations qu'il serait peut-être téméraire de s'autoriser de quelques expériences de morphogénie expérimentale pour attribuer la genèse des formes aux causes (hormones, harmozones, substances chimiques, etc.) qui, parfois, déclenchent ou inhibent leur manifestation,

Dans les phénomènes de la sexualité, le métabolisme intracellulaire semble être plus intéressant à considérer que le métabolisme général révélé par l'étude du milieu intérieur.

## V. — Les Ephippies des Intersexués

On sait que les Cladocères sont capables de pondre, non seulement des œufs parthénogénétiques à développement immédiat, mais encore des œufs à coque dure, ne se développant qu'après fécondation pour donner toujours des individus femelles. Ces « œufs de durée <sup>(1)</sup> » improprement nommés parfois œufs d'hiver, résultent d'une ovogénèse spéciale. Chez les Daphnies, ils proviennent d'une tétrade dont la cellule œuf, régulièrement située au niveau de l'insertion de la cinquième patte, s'infiltre de fines gouttelettes graisseuses, ce qui lui donne une teinte grise en lumière directe et blanchâtre en lumière réfléchie. Cet œuf absorbe, non seulement les trois cellules nourricières de sa tétrade, mais toutes les autres tétrades de l'ovaire et finit par remplir complètement celui-ci.

Pour recevoir ces œufs, capables de supporter la gelée et la dessiccation, la cavité incubatrice se modifie de façon particulière de manière à leur constituer une sorte d'enveloppe protectrice ou *éphippie* qui se détache au moment de la mue. Il est d'autant plus utile de définir la constitution de cette éphippie que les ouvrages français en donnent généralement une description inexacte, la présentant comme un épaississement de la région *interne* de la carapace (voir, entre autres, RICHARD 95, p. 322). En réalité elle est formée par les régions *internes* et *externes* de la carapace correspondant à la cavité incubatrice. La partie externe est la plus modifiée (gaufnage, pigmentation, formation des loges); c'est elle qui donne à l'éphippie un aspect caractéristique pour chaque espèce.

La présence de l'éphippie apporte à la mue les modifications suivantes :

1° Celle-ci s'effectue *après* la ponte et non plus avant, ce qui aurait pour résultat de priver les œufs de leur enveloppe protectrice.

2° La fente dorsale par laquelle la Daphnie parthénogénétique se libère de sa dépouille chitineuse est remplacée par

(1) Cette expression, traduction littérale du mot allemand *Dauerei*, est généralement employée par les auteurs. Le terme d'œufs fécondables serait peut-être plus clair.

deux incisions internes et externes, contournant l'éphippie et destinées à la séparer du reste de la mue des valves qui se trouve ainsi réduite à deux pièces falciformes (fig. 31).

La partie interne de l'éphippie enveloppe les œufs peu après la ponte, mais les valves externes ne peuvent naturellement se refermer qu'après s'être dégagées de la carapace maternelle. Cette libération peut se produire grâce à la grande souplesse de la nouvelle carapace qui présente d'ailleurs, pendant quelque temps après, un aspect chiffonné caractéristique. Il est si



Fig. 31. — Ephippie légèrement anormale (échancrure inférieure) du n° 211. La ligne pointillée rétablit le contour normal du gaufrage. En avant, mue de la valve droite ( $\times 40$ ).

difficile de concevoir, *a priori*, le dégagement de la nouvelle carapace, pincée entre les œufs et les deux valves bosselées de l'éphippie, que l'on s'explique que F. A. SMITH (61) ait pu

mettre en doute les descriptions si précises de J. LUBBOCK (57).

L'éphippie de *D. atkinsoni* est très caractéristique. Elle comporte deux loges subtriangulaires inégales dont la plus petite est située à l'extrémité caudale. Elle est surmontée par une pièce cordiforme découpée dans la mue céphalique (voir § I, p. 14) très caractéristique de l'espèce (fig. 31).

Dès nos premières trouvailles, nous nous étions demandé si les femelles manifestant des caractères mâles seraient capables de produire des œufs de durée et de former des éphippies. Ce



Fig. 32. — Côtés droit et gauche du n° 45 ( $\times 31$ ).

point n'était pas encore élucidé par les auteurs. Les 30<sup>e</sup> et 35<sup>e</sup> gynandromorphes nous permirent de trancher la question par l'affirmative. Ces individus portaient des éphippies tout à fait normales, mais l'on pouvait se demander si cela ne provenait pas de leur faible masculinisation.

Par la suite, nous avons pu étudier un grand nombre d'éphippies portées par des animaux, souvent très masculinisés, et constater qu'elles présentent presque toujours des anomalies d'importances diverses. La plus fréquente de celles-ci consiste dans une échancrure plus ou moins prononcée de la région inférieure, intéressant soit les deux côtés, soit un seul (8 cas,

voir échancrure très faible fig. 31). Cette anomalie peut s'ajouter à d'autres plus importantes (n° 45 (fig. 32 , n° 96, n° 170).

Fréquemment, les loges sont réduites en nombre (n° 45, côté

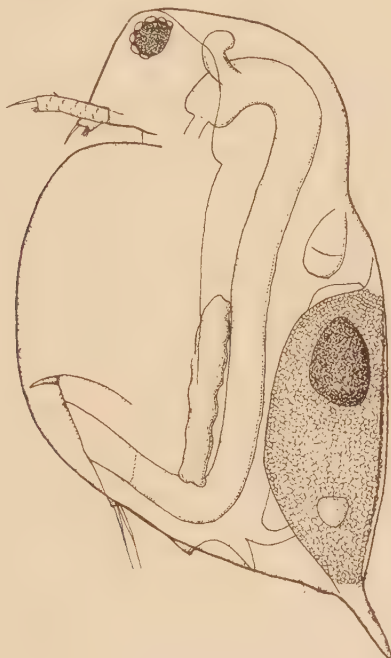


Fig. 33. — N° 74 (catég. III). Côté g. de la loge inférieure réduit et non pigmenté ( $\times 38$ ).

dr., fig. 32) ou en étendue (n° 74 (fig. 33), loge infér. g. réduite et non pigmentée) et peuvent même disparaître (n° 258, fig. 13) et le gaufrage ne se montre que par plages irrégulières (n° 273 g., fig. 12). Parfois, principalement lorsque le dessin de l'éphippie est rudimentaire, la mue ne s'effectue pas suivant le type éphippial décrit plus haut mais avec la fente dorsale habituelle.

Les éphippies anormales sont presque toujours asymétriques et il est intéressant d'examiner le rapport qui peut exister entre leurs aberrations et celles du reste du corps. D'une façon générale, les éphippies les plus anormales se rencontrent sur les individus rangés dans les catégories VI et VII, mais contrairement à ce que l'on pourrait prévoir, ce n'est pas nécessairement du côté le plus masculinisé que les anomalies éphippiales sont

le plus prononcées. L'indépendance des parties, déjà reconnue à propos des autres organes, se manifeste d'autant plus dans le cas présent que l'activité des gonades joue certainement un rôle dans la construction des éphippies. En effet, celles-ci n'apparaissent que lorsqu'un œuf de durée se forme dans l'ovaire et il est possible qu'une gonade anormale secrète des produits hormonaux capables de nuire à leur formation. Il est néanmoins certain que la forme de l'éphippie est, avant tout, déterminée par une sorte de structure latente de la carapace, ainsi qu'il résulte des observations suivantes : n° 45 (fig. 32), l'éphippie est échancrée des deux côtés et ne possède qu'une loge, l'inférieure, du côté le plus masculinisé. Pourtant, des œufs de durée bien formés et égaux se trouvent dans les ovaires. Ceux-ci sont normaux et ont donné précédemment des œufs parthénogénétiques

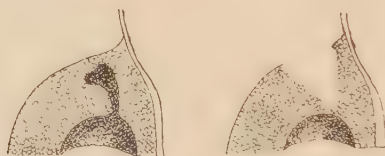


Fig. 34. — Région supérieure g. des 1<sup>re</sup> et 3<sup>e</sup> éphippies du n° 84 (× 44).

en assez grand nombre (voir plus loin chap. VII, tableau I). Le n° 48, catég. IV, faiblement masculinisé à gauche, forme, après 6 pontes parthénogénétiques normales, 3 éphippies, toutes légèrement échancrées inférieurement des deux côtés, puis trois autres pontes normales. Le n° 87, catég. VI, après deux pontes mixtes (♂, ♀ et inters.) porte une éphippie normale à gauche, mais échancrée inférieurement à droite (côté le plus masculinisé). L'animal forme encore deux éphippies qui, bien que séparées de la précédente par une ponte parthénogénétique, présentent la même anomalie. Le cas du n° 84, catég. V, est plus complexe : des trois éphippies successivement formées, la seconde était normale; tandis que la première et la troisième offraient, à gauche (côté légèrement plus masculinisé), des anomalies différentes mais intéressant la même région (fig. 34). Dans les trois cas, l'œuf de durée, à peine ébauché, faisait place à une ovogénèse parthénogénétique, et avant la troisième éphippie trois œufs (dont deux avortèrent) furent pondus.

Dans les exemples précédents, l'anomalie éphippiale affecte le côté le plus masculinisé ; il n'en est plus de même dans les suivants :

N° 130 : à dr. : a', patte et carap. ♀, pap. gén., 3 œufs blanchâtres dans l'ovaire (œufs de durée?), éphippie sans loge ; à g. : a', patte, carap. ♂, pas de pap. gén., ovaire d'abord peu visible, se remplit par la suite d'œufs qui dégénèrent, éphippie normale à 2 loges. Le n° 170, catég. V, porte une éphippie ayant deux loges du côté le plus masculinisé et une loge de l'autre. N° 272, catég. IV, à dr. : a' ♂, ♀ pour le reste, pas de loge de ce côté de l'éphippie ; à g. : a' interméd. carap. très léger. masculinisée, 2 loges à l'éphippie ; deux ovaires identiques de part et d'autre. N° 258, catég. VII (fig. 13), ovo-testis de chaque côté mais région spermatique plus étendue à g. ; asymétrie inversée ; éphippie sans loge des deux côtés. N° 273, catég. VII (fig. 12), masculinisation très forte, un peu supérieure à g. ; 2 ovo-testis ; celui de g. contient un îlot de sperme dans la région inférieure, deux œufs parthénogénétiques mûrs et un œuf de durée en formation ; celui de droite n'a pu être étudié en entier mais semble contenir également un œuf de durée en plus des œufs parthénogénétiques et des îlots de sperme : éphippie anormale un peu plus rudimentaire à gauche.

Il semble que, de tous ces faits, on peut conclure que, si la forme que peut présenter l'éphippie dépend de la morphologie de l'animal, sa production plus ou moins complète est sous l'influence des gonades. C'est d'ailleurs le seul cas où l'on soit autorisé à mettre en cause une action hormonique dans la structure des intersexués (<sup>1</sup>).

Il arrive fréquemment que l'œuf de durée, avant, ou même après son développement complet, est absorbé par des œufs parthénogénétiques qui, peu à peu se substituent à lui et il peut même se produire qu'après la formation d'un premier œuf et la libération d'une éphippie vide, il en apparaisse un second qui repousse le premier. On peut trouver ainsi, dans le même ovaire,

(<sup>1</sup>) Le cas des éphippies n'est pas le seul où l'on puisse, chez les Invertébrés, soupçonner l'influence d'une hormone. Celle-ci paraît se manifester chez les Lombrics (SOLLAS 1911 et HARMS 1912), chez des Mollusques (*Crepidula*, GOULD 1917), chez des Planaires (A. VANDEL, *C. R. Ac. Sc.* 1920). Certains changements de tropisme en rapport avec l'activité des gonades (vol nuptial, etc.) sont aussi probablement sous la dépendance de sécrétions internes.

trois œufs de durée reconnaissables à leur aspect blanchâtre en lumière réfléchi. Il est même possible de voir deux œufs de durée s'ébaucher en même temps dans un ovaire, mais l'un des deux disparaît alors assez vite.

On sait que, dans une population de Cladocères, l'apparition des mâles est presque toujours accompagnée par la formation d'éhippies chez certaines femelles ; on peut donc se demander si les femelles masculinisées ne sont pas prédisposées à porter des éhippies, réalisant ainsi les deux formes gamogénétiques sur un même individu. Il semble bien, d'après certaines observations, qu'il en soit effectivement ainsi.

Le 9 octobre 1919 nous trouvons, au cours de prélèvements dans une culture, 19 ♀ adultes normales sans éhippie, 2 ♂ et 7 inters. dont 3 éhippiales. Le 16 mars 1920, 10 ♀ norm. dont 1 à éhippie et 2 inters. dont 1 à éhippie et le 23 de ce même mois 54 ♀ norm. dont 2 à éhippie et 4 inters. dont 2 à éhippie, ce qui donne au total pour les ♀ norm. :  $\frac{3E}{64}$  et pour les inters. :  $\frac{3E}{6}$ , proportion tout à fait remarquable. L'examen des portées peut fournir des exemples analogues : dans une portée de 10 (3 ♀ et 3 intersexués) seul l'intersexué 288 (catég. VII) porte une éhippie d'ailleurs anormale ; sur une ponte de 12 ♀ et 2 intersexués, seul l'intersexué 219, le plus masculinisé, porte une éhippie.

*Ces faits mettent en lumière la prépondérance des facteurs internes dans la production des œufs de durée et des éhippies.*

Il faut, enfin, remarquer que les intersexués porteurs d'éhippie ne se répartissent pas également dans les diverses catégories que nous avons établies, mais se rencontrent dans les proportions suivantes :

Cat. I  $\frac{0}{62}$ , II  $\frac{1}{33}$ , III  $\frac{4}{55}$ , IV  $\frac{3}{41}$ , V  $\frac{6}{36}$ , VI  $\frac{3}{24}$ , VII  $\frac{8}{42}$ , VIII  $\frac{1}{18}$  <sup>(1)</sup>  
soit : 0 0/0 3 0/0 7,2 0/0 7,3 0/0 16,60/0 12,50/0 49 0/0 5,5 0/0

Ces chiffres, assez faibles, n'ont que la valeur d'une simple indication, mais il est intéressant de constater qu'ils confirment

<sup>(1)</sup> Il s'agissait d'une trace, très légère, de formation éhippiale. Il est évident que lorsque la masculinisation est poussée aussi loin que chez les individus de la VIII<sup>e</sup> catégorie elle devient un obstacle à la production des éhippies.

le rapport, déjà soupçonné, entre le haut degré de masculinisation et l'aptitude à former des éphippies.

Dans un seul cas, il nous a été possible de constater la fécondation d'un intersexué éphippial (n° 35, catég. IV). Des œufs de durée sortirent deux femelles qui malheureusement ne vécurent que très peu de temps.

Un des principaux intérêts de l'étude des éphippies anormales est qu'elle met en évidence l'existence d'une constitution intersexuelle dans des régions habituellement dépourvues de caractéristiques sexuelles morphologiques.

La nature sexuelle d'une partie du corps ne peut, en effet, être définie que là où elle se manifeste par des aspects nettement différents, mais, même sur les territoires morphologiquement neutres, toute cellule possède une sexualité virtuelle. C'est un de ces états latents que la formation d'un œuf de durée révèle en provoquant l'apparition d'une éphippie. Celle-ci est normale si la région où elle se constitue est purement femelle ; dans le cas contraire, l'intersexualité se manifeste par des anomalies.

## VI. — Régénération des antennules

On sait, par les expériences de PRZIBRAM (99) et de KUTTNER (13), que les branches des antennes rameuses des Cladocères ne régénèrent pas après sectionnement mais que le moignon du membre se garnit bientôt de soies ciliées semblables à celles que la mutilation a fait perdre. Celles-ci repoussent, d'ailleurs, en nombre variable. Nous avons souvent eu l'occasion de vérifier le fait. Le nombre des soies apparaissant après la mutilation est en effet irrégulier, fréquemment plus grand que la normale, mais il semble y avoir parfois une sorte de compensation entre les deux branches. C'est ainsi que nous avons pu observer, après sectionnement, respectivement 8 et 1 soies, réalisant ensemble le même total 9 (5 et 4) que sur les branches normales. Une antenne, naturellement anormale, présentait un exemple de compensation analogue : la branche antérieure possédait deux articles au lieu de trois ; or le segment inférieur, tenant la place des deux articles manquants, normalement

munis chacun d'une soie distale, portait, à son extrémité, deux soies au lieu d'une.

Ayant refait des expériences semblables sur les antennules des mâles, nous avons constaté une régénération très nette de ces organes, à condition de ne pas pratiquer la section trop près du point d'insertion. Le membre mutilé reprend sa longueur primitive mais en s'amincissant; à son extrémité, apparaît un nouveau flagellum, parfois même, un second, surnuméraire, par contre la soie sensitive et les bâtonnets, en rapport avec les ganglions nerveux supprimés par la mutilation, ne se régénèrent pas plus que ceux-ci.

Il était intéressant de tenter la même expérience sur des



Fig. 35. - A droite : trois stades de régénération de l'antennule droite du n° 67; l'a<sup>1</sup>, du type ♂, a été sectionnée suivant *x* y; l'a<sup>1</sup> gauche, non figurée, est du type ♀.

A gauche : trois stades de croissance d'un second flagellum sur l'antennule gauche du n° 100, sectionnée et régénérée comme la précédente. L'a<sup>1</sup> dr. est du type ♂ (× 75).

intersexués munis d'antennules mâles. Nous avons pu la réussir deux fois dans de bonnes conditions (sur les n°s 67 et 100). La régénération se produit de façon absolument semblable, dans les moindres détails, qu'il s'agisse d'un mâle normal ou d'un intersexué; dans le second cas (fig. 35 à gauche) il y a même eu formation d'un deuxième flagellum. Les deux animaux opérés ont formé des œufs dans leurs gonades, mais celles-ci devaient être anormales car la ponte n'a pas eu lieu. Ces individus moururent sans pouvoir être fixés et coupés. Ils offraient une masculinisation assez accentuée (cat. VII).

Ces expériences montrent que la régénération ne dépend que de la nature de l'organe sectionné et que la sexualité générale de l'individu, ainsi que la nature des gamètes produits sont sans influence sur elle. Elles confirment celles de S. KOPEC (13) démontrant l'indépendance de la régénération des antennes des Lépidoptères vis-à-vis des gonades.

## VII. — Hérité des anomalies intersexuelles

Lorsqu'un caractère nouveau se montre chez un être vivant il y a lieu de rechercher l'importance relative des facteurs internes et externes. L'anomalie est elle due à l'action momentanée du milieu ou se transmet-elle avec une indépendance plus ou moins grande vis-à-vis des influenées extérieures?

Parmi les auteurs ayant signalé des aberrations sexuelles chez les Cladocères, seuls KUTTNER et BANTA se sont préoccupés d'en étudier la transmission héréditaire.

O. KUTTNER a examiné avec soin, pendant quatre générations, les portées successives d'une *Daphnia pulex* et a conclu que la proportion de mâles et de gynandromorphes est, à chaque génération, de 25 0/0, chiffre faisant prévoir une loi de « mécanique héréditaire ». Ces conclusions sont inacceptables, car la proportion variant considérablement d'une portée à l'autre les chiffres se modifient fortement suivant le nombre de portées examinées ; de plus, il n'y a aucune raison de joindre les mâles normaux aux intersexués.

BANTA a suivi un nombre de générations plus important chez *Simocephalus vetulus* et *Daphnia longispina* et apporte des résultats intéressants. Il constate, comme nous avons pu le faire, que les intersexués très modifiés sont souvent stériles, les œufs se désagrégeant avant d'être pondus ou avortant après la ponte. D'après cet auteur, le pourcentage d'intersexués produits par chaque femelle ne varierait, d'une portée à l'autre, que dans des limites étroites et serait en rapport direct avec la masculinisation de la mère. Ces dernières assertions ne concordent pas, d'ailleurs, avec les résultats que nous avons obtenus.

Nos premiers gynandromorphes ont été trouvés au cours de

prélèvements pratiqués dans des élevages en commun. Sans abandonner cette méthode, qui présente quelques avantages, nous avons isolé des individus et suivi leur descendance pendant un certain nombre de générations, afin d'étudier les modalités de la transmission héréditaire de l'intersexualité.

Elever des Daphnies en masse, dans de grands bocaux, ne présente pas de difficulté. Il suffit de garnir ceux-ci d'eau, de petits morceaux de bouse de vache et de quelques tiges de végétaux (*Fontinalis* ou *Hypnum*) destinées à assurer l'aération. Lorsque l'eau a acquis une teinte jaunâtre, on y introduit les animaux qui y prospèrent et se multiplient pendant des mois sans qu'il soit nécessaire de rien ajouter. Mais un pareil procédé n'est pas applicable aux cultures d'animaux isolés dans des récipients de petite dimension, tels que les tubes à essai utilisés dans nos élevages. Il faut, dans ce cas, recourir aux algues monocellulaires qui constituent, pour les Daphnies, un aliment de choix. Nous avons tour à tour employé des *Scenedesmus*, des *Chlorella* et des *Selenastrum minutum*. Ces algues prospèrent parfois dans des récipients d'eau de source abandonnés à la lumière, mais il est préférable de leur fournir un milieu de culture approprié. Les solutions de CHODAT et surtout celle de MIQUEL (voir le *Diatomiste* n° 9, juin 1892) telle qu'elle fut employée par THOMSON et G. SMITH (14) (1) pour la culture des Euglènes, nous ont donné de bons résultats.

Voici quelle était notre façon d'opérer pour suivre la descendance des Daphnies. Les animaux en observation, placés dans des tubes numérotés, étaient examinés chaque jour. Dès qu'une éclosion était constatée, la mère était transférée dans un nouveau tube approvisionné d'algues et sa progéniture n'était examinée que quelques jours après, lorsque le développement des individus permettait un examen suffisamment instructif de leurs caractères sexuels (4 à 10 jours, suivant la température). D'après l'intérêt qu'ils présentaient, les jeunes étaient ensuite jetés ou laissés en observation dans de nouveaux tubes.

Le 13 février 1919, une première Daphnie normale est isolée (N1). Elle donne en 6 pontes 119 ♀ et 24 ♂ normaux; la

(1) THOMSON et SMITH. On the nutritive conditions determining the growth of certain Fresh-water and soil Protista (*Proced. Royal Soc.*, Sér. B, LXXXVIII, 1914).

TABLEAU I

Les colonnes correspondent aux générations successives.

Les portées d'un même animal sont réunies par une accolade et disposées de haut en bas suivant l'ordre de leur apparition.

Les intersexués sont désignés par le signe  $\bullet$  suivi d'un chiffre relatif à l'ordre dans lequel ils ont été trouvés. Un exposant indique approximativement leur degré de masculinisation (v. chap. II).

Les N suivies d'un numéro d'ordre représentent les femelles normales, dont la descendance est suivie à titre de comparaison.

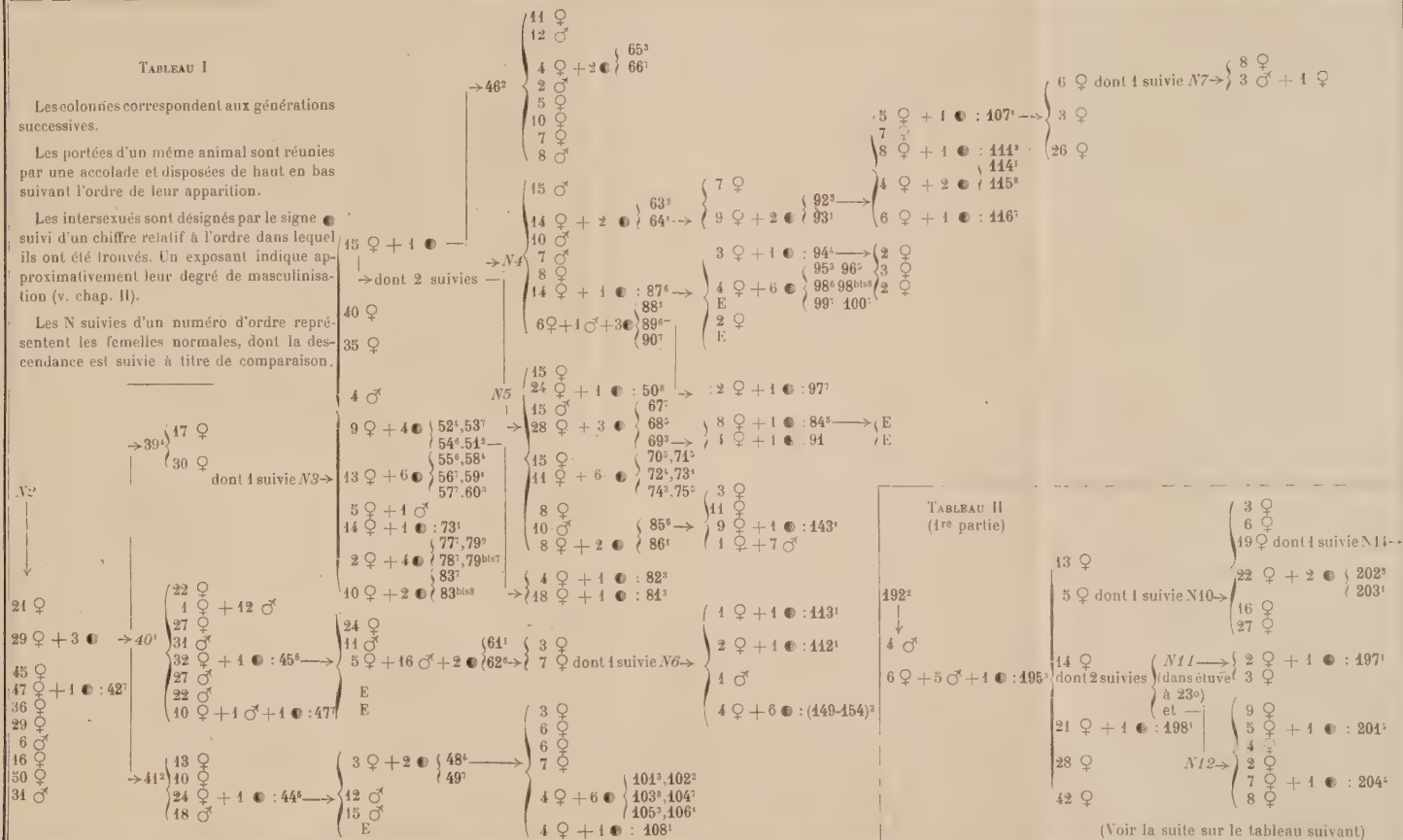




TABLEAU II  
(2<sup>e</sup> partie)

N14  
↓  
10  
17  
25  
23  
10  
↓  
dout-2 suivies-

7 ♀  
21 ♀ + 3 ♂  
dout 14  
donnent ensemble  
12 ♀ + 2 ♂  
34 ♀  
33 ♀ + 3 ♂  
6 ♀  
8 ♀  
8 ♀ + 1 ♂  
10 ♀  
15 ♀  
dout 1 suivie N18

215<sup>3</sup>  
216<sup>3</sup>  
217<sup>1</sup>  
219<sup>3</sup>  
220<sup>1</sup>  
221<sup>3</sup>  
222<sup>1</sup>  
223<sup>1</sup>  
224<sup>1</sup>  
225<sup>1</sup>  
227<sup>4</sup>  
228<sup>2</sup>  
226<sup>1</sup>  
218<sup>2</sup>  
230<sup>6</sup>  
231<sup>1</sup>  
232<sup>1</sup>  
233<sup>2</sup>  
234<sup>3</sup>  
229<sup>3</sup>  
246<sup>6</sup>  
247<sup>4</sup>  
235<sup>6</sup>  
236<sup>2</sup>  
237<sup>2</sup>  
238<sup>3</sup>  
239<sup>1</sup>  
240<sup>4</sup>  
241<sup>2</sup>  
242<sup>2</sup>  
243<sup>1</sup>  
244<sup>1</sup>  
245<sup>1</sup>  
246<sup>1</sup>  
247<sup>1</sup>  
248<sup>1</sup>  
249<sup>1</sup>  
250<sup>1</sup>  
251<sup>1</sup>  
252<sup>1</sup>  
253<sup>1</sup>  
254<sup>1</sup>  
255<sup>1</sup>  
256<sup>1</sup>  
257<sup>1</sup>  
258<sup>1</sup>  
259<sup>1</sup>  
260<sup>1</sup>  
261<sup>1</sup>  
262<sup>1</sup>  
263<sup>1</sup>  
264<sup>1</sup>  
265<sup>1</sup>  
266<sup>1</sup>  
267<sup>1</sup>  
268<sup>1</sup>  
269<sup>1</sup>  
270<sup>1</sup>  
271<sup>1</sup>  
272<sup>1</sup>  
273<sup>1</sup>  
274<sup>1</sup>  
275<sup>1</sup>  
276<sup>1</sup>  
277<sup>3</sup>  
278<sup>3</sup>  
279<sup>1</sup>  
280<sup>1</sup>  
281<sup>1</sup>  
282<sup>1</sup>  
283<sup>1</sup>  
284<sup>1</sup>  
285<sup>1</sup>  
286<sup>1</sup>  
287<sup>1</sup>  
288<sup>1</sup>  
289<sup>1</sup>  
290<sup>1</sup>  
291<sup>1</sup>  
292<sup>1</sup>  
293<sup>1</sup>  
294<sup>1</sup>  
295<sup>1</sup>  
296<sup>1</sup>  
297<sup>1</sup>  
298<sup>1</sup>  
299<sup>1</sup>  
300<sup>1</sup>  
301<sup>1</sup>  
302<sup>1</sup>  
303<sup>1</sup>  
304<sup>1</sup>  
305<sup>1</sup>  
306<sup>1</sup>  
307<sup>1</sup>  
308<sup>1</sup>  
309<sup>1</sup>  
310<sup>1</sup>  
311<sup>1</sup>  
312<sup>1</sup>  
313<sup>1</sup>  
314<sup>1</sup>  
315<sup>1</sup>  
316<sup>1</sup>  
317<sup>1</sup>  
318<sup>1</sup>  
319<sup>1</sup>  
320<sup>1</sup>  
321<sup>1</sup>  
322<sup>1</sup>  
323<sup>1</sup>  
324<sup>1</sup>  
325<sup>1</sup>  
326<sup>1</sup>  
327<sup>1</sup>  
328<sup>1</sup>  
329<sup>1</sup>  
330<sup>1</sup>  
331<sup>1</sup>  
332<sup>1</sup>  
333<sup>1</sup>  
334<sup>1</sup>  
335<sup>1</sup>  
336<sup>1</sup>  
337<sup>1</sup>  
338<sup>1</sup>  
339<sup>1</sup>  
340<sup>1</sup>  
341<sup>1</sup>  
342<sup>1</sup>  
343<sup>1</sup>  
344<sup>1</sup>  
345<sup>1</sup>  
346<sup>1</sup>  
347<sup>1</sup>  
348<sup>1</sup>  
349<sup>1</sup>  
350<sup>1</sup>  
351<sup>1</sup>  
352<sup>1</sup>  
353<sup>1</sup>  
354<sup>1</sup>  
355<sup>1</sup>  
356<sup>1</sup>  
357<sup>1</sup>  
358<sup>1</sup>  
359<sup>1</sup>  
360<sup>1</sup>  
361<sup>1</sup>  
362<sup>1</sup>  
363<sup>1</sup>  
364<sup>1</sup>  
365<sup>1</sup>  
366<sup>1</sup>  
367<sup>1</sup>  
368<sup>1</sup>  
369<sup>1</sup>  
370<sup>1</sup>  
371<sup>1</sup>  
372<sup>1</sup>  
373<sup>1</sup>  
374<sup>1</sup>  
375<sup>1</sup>  
376<sup>1</sup>  
377<sup>1</sup>  
378<sup>1</sup>  
379<sup>1</sup>  
380<sup>1</sup>  
381<sup>1</sup>  
382<sup>1</sup>  
383<sup>1</sup>  
384<sup>1</sup>  
385<sup>1</sup>  
386<sup>1</sup>  
387<sup>1</sup>  
388<sup>1</sup>  
389<sup>1</sup>  
390<sup>1</sup>  
391<sup>1</sup>  
392<sup>1</sup>  
393<sup>1</sup>  
394<sup>1</sup>  
395<sup>1</sup>  
396<sup>1</sup>  
397<sup>1</sup>  
398<sup>1</sup>  
399<sup>1</sup>  
400<sup>1</sup>

14 ♀ + 1 ♂  
13 ♀  
214<sup>3</sup>  
V. à dr. du tableau

N16  
N17  
N18  
N19  
N20  
N21  
N22  
N23  
N24  
N25  
N26  
N27  
N28  
N29  
N30  
N31  
N32  
N33  
N34  
N35  
N36  
N37  
N38  
N39  
N40  
N41  
N42  
N43  
N44  
N45  
N46  
N47  
N48  
N49  
N50  
N51  
N52  
N53  
N54  
N55  
N56  
N57  
N58  
N59  
N60  
N61  
N62  
N63  
N64  
N65  
N66  
N67  
N68  
N69  
N70  
N71  
N72  
N73  
N74  
N75  
N76  
N77  
N78  
N79  
N80  
N81  
N82  
N83  
N84  
N85  
N86  
N87  
N88  
N89  
N90  
N91  
N92  
N93  
N94  
N95  
N96  
N97  
N98  
N99  
N100

7 ♀ dont N22 → 7 ♂  
8 ♀  
20 ♀ + 1 ♂ : 239<sup>1</sup>  
32 ♀  
5 ♀ + 3 ♂  
7 ♀  
4 ♀ + 1 ♂ : 234<sup>3</sup> → : 8 ♀  
71 ♀ + 20 ♂ + 2 ♂ : 229<sup>3</sup>  
40 ♀ : 233<sup>3</sup>  
19 ♀ + 2 ♂ : 306<sup>2</sup>  
15 ♀ + 2 ♂ : 307<sup>2</sup>  
12 ♀ + 1 ♂ + 1 ♂ : 317<sup>1</sup>  
8 ♀ + 1 ♂ : 330<sup>1</sup>  
10 ♀ + 3 ♂ : 331<sup>1</sup>  
10 ♀ + 3 ♂ : 332<sup>1</sup>  
13 ♀ + 1 ♂ : 299<sup>1</sup>  
2 ♀ + 1 ♀ + 2 ♂ : 279<sup>1</sup>  
280<sup>1</sup> →  
5 ♀ + 1 ♂ : 298<sup>1</sup>  
15 ♀ + 5 ♂ : 311<sup>1</sup> 312<sup>1</sup>  
4 ♀ + 1 ♂ : 313<sup>1</sup> 314<sup>1</sup> 315<sup>1</sup>  
5 ♀ + 1 ♂ : 319<sup>1</sup>  
3 ♀ + 2 ♂ : 333<sup>1</sup>  
334<sup>1</sup>  
5 ♀  
21 ♀ + 3 ♂ : 237<sup>2</sup> 238<sup>1</sup>  
27 ♀ + 3 ♂ : 239<sup>1</sup>  
40 ♀ + 1 ♂ : 243<sup>1</sup>  
50 ♀ + 1 ♂ : 250<sup>2</sup>  
17 ♀ + 1 ♂ : 251<sup>1</sup>  
10 ♀ + 1 ♂ + 1 ♂ : 258<sup>2</sup>  
6 ♀ + 2 ♂ + 1 ♂ : 261<sup>1</sup>  
10 ♀ + 2 ♂ : 268<sup>1</sup>  
269<sup>1</sup>  
5 ♀ + 2 ♂ + 2 ♂ : 270<sup>1</sup>  
5 ♀ + 6 ♂ + 3 ♂ : 271<sup>1</sup> 272<sup>1</sup>  
273<sup>1</sup>  
22 ♀  
2 ♀  
31 ♀  
22 ♀ + 1 ♂ : 244<sup>1</sup>  
21 ♀ + 1 ♂ : 245<sup>1</sup>  
6 ♀

214<sup>3</sup>  
(vient de N14)  
5 ♀  
1 ♀ (sur 4 œufs)  
4 ♀ (sur 5 œufs)  
dout 2 suivies N20 →  
2 ♀  
5 ♀ + 1 ♂ : 240<sup>2</sup> ↓  
œufs avortent

parmi la descendance  
292<sup>1</sup>

parmi la descendance  
292<sup>1</sup>



lignée n'est pas suivie. Une autre (*N*2) mise en observation le 24 fournit dès la 2<sup>e</sup> portée trois gynandromorphes (39, 40, 41) dont la descendance est suivie jusqu'à la fin de juillet. Les résultats sont donnés dans le tableau I. Les numéros en caractères gras désignent les intersexués (●) dont le degré de masculinisation est indiqué par un exposant (voir chap. II). Les chiffres précédés d'un *N* représentent les Daphnies normales dont, à titre de comparaison, nous avons suivi la descendance.

Le 21 novembre de la même année, nous recommençons une étude analogue en prenant pour point de départ l'intersexué 192<sup>s</sup> (flagellum à l'extrémité de l'ant. ♀ dr., fig. 22). Les résultats suivis jusqu'à fin juillet 1920, sont consignés dans le tableau II.

La méthode des prélèvements périodiques dans des cultures en masse peut compléter les données fournies par les généalogies précédentes. Elle fut pratiquée avec plus ou moins de suite, pendant 6 ans, depuis avril 1913. Quoique beaucoup moins précise et moins instructive que la précédente, elle présente quelques avantages. La sélection qui peut fausser les résultats dans les élevages pedigree, est mise, ici, hors de cause puisque les Daphnies examinées ne sont pas remises dans le bocal (quelques femelles normales ont été exceptionnellement remises lorsque la culture, réduite à un trop petit nombre d'individus, menaçait de périliter). De plus, les conditions alimentaires variaient peu et restaient les mêmes pour tous les occupants d'un même bocal. Elles étaient presque toujours fort médiocres, ainsi que l'attestait le nombre modéré d'embryons contenus dans la cavité incubatrice (0-6).

Il serait fastidieux de noter ici les résultats détaillés des nombreux prélèvements opérés. Il nous suffira d'en tirer les conclusions générales.

La proportion des intersexués est d'environ 10 0/0, double de celle des mâles (population du Bocal C, suivie d'avril 1919 à octobre 1920 : 821 ♀ normales, 84 inters., 40 ♂. La proportion de mâles était encore plus faible dans le bocal A où les conditions alimentaires étaient plus défectueuses). Il faut noter, qu'en raison de leur nourriture spéciale et de l'accumulation des produits d'excrétion, les occupants de ces cultures en commun avaient presque toujours le saccule de la glande du test et la

glande antennaire rudimentaire <sup>(1)</sup> (fig. 1 et 2, g.) colorés en jaune.

On peut trouver des intersexués à toutes les époques de l'année, mais, la proportion est maxima en été et en automne : juin, juillet, septembre, octobre les documents manquent pour août) tandis qu'elle est très faible en hiver (décembre, janvier, février).

L'examen des tableaux précédents donne l'impression d'une irrégularité complète dans la transmission héréditaire de l'intersexualité et il est évident qu'aucune loi précise ne peut être formulée. Il est néanmoins possible de faire les constatations suivantes :

1° Les portées ne comprenant pas de femelles ne renferment pas d'intersexués, la multiplication étant alors nettement orientée vers la production des mâles.

2° Celles qui comprennent une forte majorité de mâles sont généralement dans le même cas (voir tableau I : 12 ♂ + 1 ♀, 7 ♂ + 1 ♀, 21 ♂ + 1 ♀).

3° Les portées mixtes ne rentrant pas dans le cas précédent, comportent presque toujours des intersexués. Ex. : tableau I, 4 portées sur 5 ; tableau II, 14 sur 16. Ces portées constituent un indice de labilité dans le déterminisme du sexe, état favorable à l'apparition de l'intersexualité.

4° Les intersexués apparaissent bien plus fréquemment que les mâles quoique ces derniers soient, dans l'ensemble, beaucoup plus nombreux ; autrement dit, ceux-ci se répartissent sur un plus petit nombre de portées. Ex. : tableau I : 85 ♂ répartis sur 41 portées et 313 ♂ sur 24 portées ; tabl. II : 104 ♂ en 56 p. et 264 ♂ en 26 portées.

Cette plus grande abondance des mâles ne se constate que chez les Daphnies, bien nourries, de nos élevages pedigree <sup>(2)</sup>. Dans les cultures en masse, où les conditions alimentaires étaient assez mauvaises, les intersexués étaient bien plus nombreux que les mâles (voir plus haut). Ces observations contredi-

(1) Ainsi que nous l'avons déjà signalé (18) *D. atkinsoni* (♀ et ♂) possède la curieuse glande antennaire déjà mentionnée par quelques auteurs chez *D. magna* et *Simocephalus vetulus*.

(2) Une alimentation très copieuse semble également favoriser la parthénogénèse. Les portées numériquement les plus importantes ne comportent généralement que des femelles. C'est une question de degré.

sent les théories, jadis classiques sur l'influence favorable de la disette sur l'apparition des mâles, théories que le nombre élevé de mâles (31, 43) renfermés dans quelques portées suffirait à infirmer.

5° Dans une même lignée, la proportion d'intersexués n'est pas plus forte dans la descendance des animaux anormaux que dans celle des Daphnies normales, sœurs d'intersexués ou appartenant à des portées entièrement normales. L'hérédité peut ainsi sauter une ou plusieurs générations. Ex. : tableau I : le n° 39<sup>1</sup> donne 17 puis 30 ♀, une de celles-ci N3 donne à son tour 15 ♀ normales et 1 ● : 46<sup>2</sup> ; celui-ci fournit en 8 portées 37 ♀, 22 ♂ et 2 ● tandis que deux des 15 sœurs normales donnent respectivement N4 : 42 ♀, 33 ♂, 6 ● en 7 portées et N5 : 109 ♀, 25 ♂ et 12 ● en 9 portées. La proportion d'intersexués est ici plus forte dans la progéniture des femelles normales.

6° Les intersexués très masculinisés ont des pontes réduites (parfois nulles), mais leur descendance ne comporte pas, nécessairement, plus d'anormaux que celle des Daphnies normales ou faiblement masculinisées.

A la vérité, certains faits sembleraient confirmer les assertions de BANTA (18 p. 377) relatives à la production plus abondante de mâles et d'intersexués par les femelles plus masculinisées, mais un examen attentif de nos tableaux montrera que les exceptions sont trop nombreuses pour qu'il soit possible de généraliser.

*Exemples :* Tableau I : n° 45<sup>6</sup> (fig. 32) donne 27 ♂ et 2 ● contre 29 ♀ et 44<sup>5</sup>, 27 ♂ et 2 ● pour 3 ♀. Ces deux animaux, qui finissent d'ailleurs par former des éhippies, se comportent conformément à la règle formulée par BANTA, mais il faut remarquer que N6 (normale) donne 6 ♂ et 8 ● contre 7 ♀ et 40<sup>1</sup>, 93 ♂ et 2 ● contre 92 ♀. N3 donne des résultats encore plus curieux. Les 4 premières portées fournissent seulement 4 ♂ et 1 ● pour 90 ♀ tandis que les 6 dernières donnent 1 ♂ et 17 ● contre 53 ♀. Ce dernier exemple montre que la masculinisation de la mère n'est pas la condition principale de l'apparition des intersexués.

Le tableau II fournit des faits analogues : n° 226<sup>5</sup> (trois organes masculinisés, mais faiblement, voir ant. fig. 22) donne

14 ♂ pour 46 ♀, mais N25 produit 7 ♂ et 1 ♂ contre 25 ♀. 214<sup>s</sup>, dont un seul ovaire fonctionne (plus masculinisé que 226), ne donne qu'un ♂ pour 17 ♀ (en 5 portées). Les 3 premières portées de N16 ne comportent que des ♀ et les 4 dernières renferment de nombreux ♂ et 7 ♂, etc.

7° La proportion d'intersexués apparaissant à chaque portée est fort variable (de  $\frac{4}{6}$  à  $\frac{1}{48}$ ). Elle est, d'une façon générale, plus considérable dans les portées réduites que dans les portées renfermant un grand nombre d'individus. La nutrition abondante n'est donc pas favorable à la production de l'intersexualité. Aucune portée ne comprend plus de 6 intersexués.

8° Les individus provenant de la même mère, voire de la même portée, ne présentent pas nécessairement des anomalies de même degré ou de même nature.

Quelles conclusions pouvons-nous tirer de ces constatations ?

L'aptitude à la production de formes intersexuées fait partie du patrimoine héréditaire d'une lignée, dans laquelle elle apparaît à la façon d'une mutation. Elle paraît se maintenir sans modification d'ensemble au cours des générations successives. Elle est plus ou moins accusée suivant la lignée étudiée <sup>(1)</sup>, mais, dans une progéniture donnée, sa manifestation est indépendante des anomalies constatées chez la mère.

La formation des intersexués est liée à la gamogénèse (fréquence dans les portées mixtes, rareté des ♂ et des ♂ en hiver, prédisposition des intersexués à porter des éphippies) ; mais, tandis que les mâles n'apparaissent en abondance que lorsque la nourriture est suffisamment copieuse, les intersexués se montrent aussi fréquemment dans les plus mauvaises conditions alimentaires, telles que celles qui régnaient dans nos élevages en masse.

L'intersexualité correspond donc à une forme incomplète et simplifiée de la gamogénèse (qui pratiquement se manifeste par l'apparition des mâles) et, par suite, se produit plus aisément et plus fréquemment que celle-ci. Il est probable que, dans les lignées normales, les conditions requises pour que les mâles

(<sup>1</sup>) Environ 10 0/0 dans notre lignée de *D. alkinsoni*, 52 0/0 dans la lignée de *S. vetulus* suivie par BANTA, 25 0/0 (♂ + ♂) chez les *D. pulex* de KUTTNER. De tels chiffres n'ont de valeur que si un grand nombre d'individus a été examiné.

apparaissent ne se trouvent parfois réalisées que d'une façon insuffisante : mais alors, les mâles et les femelles pouvant seuls se montrer, un mécanisme s'oppose à la production d'anomalies. Dans les lignées anormales, ce mécanisme se trouve faussé et les moindres impulsions vers la gamogénèse se manifestent par la formation d'intersexués.

### VIII. — Hypothèses relatives à l'origine du gynandromorphisme et de l'intersexualité

Le problème du gynandromorphisme est intimement lié à celui du déterminisme du sexe et ce n'est qu'en utilisant les connaissances acquises sur celui-ci que l'on a pu tenter d'aborder le premier. Il convient donc de résumer brièvement les hypothèses que les travaux ont suggérées au sujet des causes déterminant l'évolution d'un germe vers un sexe.

Une foule de recherches portant sur les résultats des croisements et la cytologie des gamètes ont permis d'acquérir un premier point, à savoir le rôle prépondérant joué par la chromatine. Il faut d'ailleurs s'empresse d'ajouter que, selon toute vraisemblance, celle-ci n'agit qu'indirectement, par l'état physiologique que son interaction avec le cytoplasme établit dans chaque cellule, et que son influence, plus quantitative que qualitative, peut souvent être mise en échec par d'autres facteurs.

Quelles que soient les réserves qu'appellent les conclusions, parfois hâtives, de quelques généticiens modernes, il faut reconnaître que la chromatine fournit actuellement l'élément le plus facilement observable du complexe déterminateur du sexe et que son étude s'est déjà montrée singulièrement féconde. Elle pourrait, d'après nos connaissances actuelles, agir sur le sexe de trois façons différentes.

Dans un premier cas, le sexe varierait selon que les chromosomes seraient en nombre haploïde ou diploïde, c'est-à-dire, suivant que l'œuf serait parthénogénétique ou fécondé (cas des Abeilles et de beaucoup d'Hyménoptères) <sup>(1)</sup>.

(1) Ce cas diffère peu du suivant, si l'on admet que, chez les Hyménoptères en question, les spermatozoïdes déterminateurs du sexe mâle dégénèrent.

Dans un deuxième cas, deux espèces de spermatozoïdes, différant par un ou plusieurs chromosomes accessoires détermineraient, par leur conjugaison, le sexe de l'œuf primitivement indifférent (cas de la plupart des Insectes (sauf les Papillons) et probablement des Mammifères, et de plusieurs groupes d'Invertébrés : Echinodermes <sup>(1)</sup>, Vers, etc.).

Enfin, chez les Papillons et les Oiseaux, une seule sorte de spermatozoïdes féconderait des œufs de compositions chromatiques différentes, correspondant au deux sexes. Dans ce dernier cas, le sexe dépend de la nature de l'œuf tandis que, dans le précédent, il est déterminé par le spermatozoïde.

Les premières hypothèses sur le gynandromorphisme ont tenté d'expliquer la genèse des Abeilles aberrantes. BOVERI (88 et 02) suppose que la conjugaison des pronuclei peut n'avoir lieu qu'après une première division parthénogénétique du noyau femelle. La moitié du corps de l'animal, possédant le nombre diploïde noyau fécondé serait seule femelle ; l'autre, ne contenant que la chromatine maternelle (nombre haploïde) aurait le sexe mâle et ne manifesterait que les caractères maternels. MORGAN (05) fait remarquer que plusieurs spermatozoïdes pénétrant parfois dans l'œuf, il peut se faire que quelques-uns se divisent et participent à la formation de l'embryon. Les cellules ayant cette origine, ne comprenant qu'une chromatine réduite, auraient le sexe mâle et les caractères du père. On voit que, suivant que la région mâle du corps d'un gynandromorphe hybride portera les caractères paternels ou maternels on recourra à l'une ou à l'autre des hypothèses précédentes.

Dans le cas où le sexe dépend de la nature du spermatozoïde, on peut imaginer avec LANG (12) que deux spermatozoïdes différents ont pu féconder les deux moitiés d'un œuf prématurément divisé. Quant aux animaux qui possèdent des œufs de deux sortes, ils sont justiciables de l'hypothèse suivante imaginée par DONCASTER (14). Cet auteur a trouvé des œufs de Papillon (*Abra-ras*) contenant deux noyaux capables de se conjuguer chacun avec un spermatozoïde. Si, au cours des

(1) D'après TENNENT (*Biol. Bull.* 1911) il y aurait deux sortes de spermatozoïdes chez *Hippoxa esculenta*. Par contre, chez d'autres Oursins, BALTZER (1909) a décrit un dimorphisme nucléaire des ovules.

divisions de maturation, l'un des noyaux expulse le chromosome sexuel tandis que l'autre le garde, après fécondation, les deux moitiés de l'être résultant seront de sexes différents.

Toutes ces hypothèses ont, entre autres défauts, celui de ne pouvoir guère élucider que la genèse des gynandromorphes bipartis. Il n'en est pas de même de la suivante, esquissée par LANG et mise au point tout récemment par MORGAN (19) qui l'a appliquée au cas des *Drosophiles*. Cet auteur admet que, lors d'une division précoce ou tardive, un des chromosomes sexuels indispensables à l'apparition du sexe femelle ne se divise pas et passe tout entier dans une des cellules filles. Toute région du corps formée par les cellules provenant du blastomère ainsi privé d'un chromosome, réduites à la formule XO au lieu de XX sera mâle. MORGAN a pu montrer que, sur ces mêmes régions mâles, tous les caractères, qu'il suppose portés par le chromosome X ainsi éliminé, font effectivement défaut.

Cette théorie de l'élimination du chromosome peut donc rendre compte tout aussi bien des gynandromorphes bipartis que des autres, mais exige qu'ils proviennent tous d'œufs destinés à donner des femelles. De plus, il faut admettre qu'il y a toujours mosaïque stricte, juxtaposition d'éléments de sexe défini et non formation intersexuelle.

Cet inconvénient n'existe plus dans la théorie de R. GOLDSCHMIDT, fondée sur l'étude de l'hybridation chez les Papillons. On sait depuis longtemps que des croisements entre variétés donnent fréquemment un assez grand pourcentage d'anomalies sexuelles et que celui-ci varie suivant le sens du croisement. Par de nombreuses expériences, GOLDSCHMIDT a précisé ces faits et a réussi à les expliquer au moyen des hypothèses suivantes.

L'œuf possède, en puissance, les caractères des deux sexes, mais, normalement, le lot qui prédomine se montre seul ; l'autre demeure latent. Pourtant, si la relation quantitative qui existe entre les deux sortes de facteurs, assimilés par l'auteur à des enzymes, se trouve faussée, les deux sexes pourront se manifester sur le même individu. L'auteur arrive à montrer comment le fait peut se produire dans l'hybridation en attribuant aux symboles sexuels mendéliens une certaine *valence* ; par exemple : *M* (symbole ♂) = 60, *F* (symbole ♀) = 80 chez *Lymantria dispar*, l'espèce étudiée. La femelle étant hétérozygote, les

formules sexuelles deviennent : ♀ =  $FMm$  soit 80 — 60, ♂ =  $FMM$  soit 80 — 120.

GOLDSCHMIDT est ensuite amené à faire les deux hypothèses suivantes : 1° seuls les facteurs  $M$ , logés dans les chromosomes sexuels, sont des facteurs mendéliens typiques ; les facteurs  $F$ , situés dans le cytoplasme, ne peuvent être transmis que par la mère ; 2° la valence des facteurs varie suivant les races de *Lymantria dispar*. Ainsi, en admettant que dans une race d'Europe  $F = 80$  et  $M = 60$  tandis que dans une race japonaise  $F = 100$  et  $M = 80$ , on s'explique la divergence des résultats suivant le sens du croisement.

Soit : ♀ Jap.  $FMm$  (100 — 80)  $\times$  ♂ Eur.  $FMM$  (80 — [60 + 60])  
 gamètes  $FM$  et  $Fm$   $M$  et  $M$   
 (100 — 80) (100) (60) (60)

auront en première génération des descendants ayant respectivement pour formule :

$$F_1 \left\{ \begin{array}{l} \text{♂ } FMM (100 - [80 + 60]) \text{ soit } 100 - 140. \\ \text{♀ } FMm (100 - 60). \end{array} \right.$$

Dans chacun des sexes les valences voulues dominant les autres d'au moins 20 points ; la progéniture est normale. Il n'en est plus de même dans le croisement inverse.

♀ Eur.  $FMm$  (80 — 60)  $\times$  ♂ Jap.  $FMM$  (100 [80 — 80])  
 gamètes  $Fm$  et  $FM$   $M$  et  $M$   
 (80 — 60) (80) (80) (80)

$$F_1 \left\{ \begin{array}{l} \text{♂ } FMM (80 - [60 + 80]) = 80 - 140. \\ \text{♀ } FMm (80 - 80). \end{array} \right.$$

Les mâles seront normaux car le nombre 140, somme des deux  $M$ , surpasse fortement 80, valeur de  $F$  fournie par la femelle européenne mais chez les femelles les valences de  $F$  et de  $M$ , respectivement transmises par la femelle européenne et le mâle japonais, s'équilibrent ; les caractères mâles pouvant se manifester autant que les autres, l'individu sera *intersexué*.

L'auteur ayant pu se procurer toute une série de races offrant une gamme des plus variées quant à la valence des facteurs sexuels, toutes sortes de degrés d'intersexualité ont pu être obtenus par croisement. Mais pourquoi l'intersexualité frappe-t-elle certains organes avant d'autres et aboutit-elle à la pro-

duction de gynandromorphes ? Pour l'expliquer, GOLDSCHMIDT (17) est amené à de nouvelles hypothèses (1). Les facteurs sexuels seraient des sortes d'enzymes (qu'il dénomme *andrase* et *gynase*) dont la chromatine ne serait que le support visible. Le développement de l'embryon commencerait sous l'influence du ferment prépondérant mais, l'action de celui-ci tendant à diminuer, l'autre prendrait sa place et cela, d'autant plus tôt que la supériorité quantitative du premier ferment serait plus faible. Il s'en suit que lors d'une suprématie très nette de l'une des enzymes (cas normal), le développement pouvant se faire entièrement sous l'influence de l'andrase ou de la gynase, aucune anomalie ne se produit. Dans le cas contraire, un organe a d'autant plus de chance d'être modifié par l'entrée en action du ferment primitivement dominé que son ébauche est plus tardive. Le degré d'intersexualité se trouve ainsi dépendre du moment où se produit la substitution de l'action des facteurs sexuels et la précocité de ce point critique (*turning point*) est elle-même fonction de la proportion d'andrase ou de gynase contenue dans l'œuf. De fait, on constate que les antennes des Papillons, qui se différencient assez tard, sont les organes le plus fréquemment modifiés chez les intersexués. L'étude des autres organes permet de vérifier cette loi : l'ordre de fréquence de l'apparition de l'intersexualité sur une région du corps est l'inverse de l'ordre de différenciation au cours du développement, c'est-à-dire : un organe est d'autant plus souvent modifié qu'il se différencie plus tard.

La plupart des intersexués obtenus par GOLDSCHMIDT sont des femelles masculinisées, ce qui est conforme à la théorie. En effet, le mâle renfermant deux fois le facteur  $M$ , il est difficile de rencontrer une  $F$  de valence si forte dans une race et un  $M$  de valeur si faible dans une autre que l'addition de ces dernières valences ( $M + M$ ) ne surpasse pas nettement celle de  $F$  au point d'écarter toute possibilité d'intersexualité. GOLDSCHMIDT est néanmoins parvenu à obtenir quelques mâles intersexués, modifiés dans leur morphologie externe et la constitution de leurs gonades (2).

(1) GOLDSCHMIDT suppose que les enzymes agissent sur la *totalité* de l'individu en provoquant la formation d'hormones (?). Nous avons vu que chez les Cladocères, tout au moins, les faits s'opposent à l'adoption de cette hypothèse.

(2) Nous ne pouvons donner ici que les traits fondamentaux de la théorie de

Cette théorie, qui explique merveilleusement les faits pour lesquels elle a été construite, appelle cependant certaines réserves, notamment au sujet de la localisation des facteurs et du revirement du sens de leur action. Elle suppose, de plus, aux gynandromorphes une symétrie qui manque à la plupart d'entre eux, voire à quelques-uns des sujets obtenus par l'auteur. En particulier, la genèse des gynandromorphes bipartis devient totalement inconcevable, une moitié de l'embryon ne pouvant se développer avant l'autre. Elle offre, néanmoins le grand avantage de substituer aux idées simplistes et rigides des théories particulières, une conception plus souple, plus physiologique et de se rapprocher du courant moderne qui, en biologie, fait de plus en plus appel à l'action directrice des enzymes (TROLAND 17).

Toutes les théories précédentes, fondées sur le déterminisme syngamique du sexe ne peuvent, *a priori*, s'adapter sans modification au cas des Cladocères, d'origine parthénogénétique. Il convient donc maintenant d'examiner l'état de nos connaissances sur le déterminisme du sexe chez ces animaux.

Au point de vue cytologique, nous savons fort peu de choses. A. KÜHN (08), ayant étudié avec soin l'ovogénèse de *D. pulex*, a montré qu'il n'y avait pas de division réductionnelle dans l'œuf parthénogénétique. D'autre part, CHAMBERS (13) admet que chez *Simocephalus* la moitié des spermatozoïdes dégénèrent, les autres étant sans doute déterminateurs du sexe femelle (on se rappelle que, de l'œuf fécondé des Cladocères, sort toujours une femelle). Mais plus récemment, Monica TAYLOR (14) n'a trouvé qu'une sorte de spermatozoïdes chez le mâle de *D. pulex* et, fait important, a reconnu dans les cellules somatiques et la lignée germinale de celui-ci le nombre diploïde de chromosomes. Il n'y aurait donc pas de différence chromatique visible entre les deux sexes. Etudier les dissemblances cytologiques des œufs mâles et des œufs femelles est d'ailleurs presque impossible, attendu que l'on ne peut prévoir avec certitude le sexe de la progéniture.

GOLDSCHMIDT et négligeons les parties dépourvues d'application dans le cas qui nous occupe. Par exemple, l'auteur fait intervenir le facteur vitesse de différenciation : les mâles de *Lymantria dispar* se développant plus rapidement que les femelles. Or on ne constate pas de différence de cet ordre dans la croissance des Daphnies.

Le rapport que certains ont voulu établir entre le sexe et la taille ou la couleur des œufs est inexistant ou impossible à généraliser. Les œufs plus petits donnent naissance à des embryons de taille réduite, quant à la couleur de l'œuf, elle nous a semblé, tout au moins chez *D. magna* et *D. atkinsoni*, n'avoir pas de rapport avec le sexe mais plutôt avec l'alimentation de la mère <sup>(1)</sup>.

L'étude de l'influence des facteurs externes sur l'apparition des individus gamogénétiques a donné lieu à un nombre considérable de travaux, trop souvent contradictoires. On peut sérier les conclusions des auteurs en trois groupes distincts.

La conception la plus ancienne est celle de WEISMANN (74-79), soutenue depuis par quelques zoologistes notamment par KUTNER et STROBL. D'après ces observateurs, les facteurs externes, température, alimentation, etc. n'auraient aucune action sur la formation des mâles et des éphippies. Ceux-ci apparaîtraient suivant des cycles propres à chaque espèce. Il y aurait des animaux spécifiquement acycliques, monocycliques, bicycliques, polycycliques, ces derniers aboutissant fatalement à la gamogénèse après un nombre de générations déterminé. On est pourtant forcé d'admettre qu'il y a, tout au moins, des races locales, le cycle d'une même espèce montrant des périodicités différentes suivant la provenance des animaux.

Réagissant contre cette théorie trop exclusive, un certain nombre d'expérimentateurs, entre autres DE KERHERVE (95), ISSAKOVITCH (05) et AGAR (14) se sont efforcés de mettre en lumière l'influence, maintenant indiscutable, des facteurs externes et ont même fini par penser que les cycles étaient entièrement sous leur dépendance.

Les travaux les plus récents et les mieux conduits plaident en faveur d'une conception intermédiaire qui semble bien être, en effet, la bonne. Le rôle des facteurs internes, hérités, n'est pas douteux : les différentes espèces de Cladocères ne montrent pas une pareille aptitude à la gamogénèse : les *Moïna* donnent plus souvent des mâles que les *Daphnia* et celles-ci plus que les *Sida*. D'autre part, il est certain que l'expérimentation per-

(1) Témoin l'observation suivante : une ♀ de *D. magna* pond successivement : 3 œufs verts donnant 2 ♀ + 1 ♂, 1 œuf bleu donnant 1 ♀ et 8 œufs bruns d'où sortent 8 ♀.

met d'agir, tout au moins chez les espèces polycycliques, sur la périodicité des cycles. Les auteurs qui ont suivi les cycles d'animaux vivant en liberté, STINGELIN (95,97), GURNEY (05), KEILHACK (09) admettent également l'influence combinée des facteurs internes et externes. Par contre, l'unanimité disparaît lorsqu'il s'agit de spécifier la nature du facteur externe influent. Une discussion des expériences et des théories nous entraînerait trop loin et nous nous bornerons à exposer l'opinion que nous nous sommes faite d'après la lecture des mémoires et notre expérience personnelle.

Il semble, contrairement à l'opinion courante, que les facteurs température et quantité de nourriture doivent être écartés, tout au moins, en tant qu'agents prépondérants. L'élévation de température, accélérant les échanges vitaux, augmente notablement la fréquence des pontes (tous les 8 jours à 8°, tous les 3 jours à 25°), mais ne modifie pas la sexualité de la progéniture. L'abondance de la nourriture augmente le nombre des œufs, mais la grande quantité de mâles que comportent certaines éclosions suffirait à démontrer qu'elle n'entrave pas la production d'individus gamogénétiques, comme l'ont pensé quelques auteurs (1). D'autre part, nous avons pu élever, dans des conditions alimentaires défavorables, des *Daphnia magna* pendant trois ans, sans voir apparaître la moindre trace de gamogénèse. Quel est donc le facteur capable d'agir sur les cycles?

Des expériences de LANGHANS (09) et de WOLTERECK (11) et surtout de SCHARFENBERG (10) et de G. SMITH (13, 15), il résulte que l'on doit, avant tout, mettre en cause l'action des produits de désassimilation. SCHARFENBERG (10, 14) arrive à faire apparaître presque à volonté les éhippies chez *D. magna* et les mâles chez *D. pulex* en alimentant ses Daphnies avec des résidus d'algues, déjà digérées (*Mudd Nahrung*). G. SMITH, par des expériences très nettes, met en lumière l'influence du confinement dû à la pullulation des individus (*crowding*) dans un espace restreint. Les animaux, soigneusement isolés de leurs sœurs dès leur naissance, et plus tard de leur progéniture, se montrent presque indéfiniment parthénogénétiques (BANTA a pu

(1) Dans la nature, il n'est pas rare de voir pulluler les mâles et les femelles éhippiales aux époques d'abondance alimentaire.

élever par ce procédé 130 générations sans voir apparaître de mâle). Par contre, les mâles se montrent très nombreux parmi les Cladocères élevés en grand nombre dans la même culture. L'action des facteurs isolement et accumulation, qui se réduit, en dernière analyse, à celle des produits de désassimilation, semble donc bien établie ; mais si elle permet de modifier fortement la proportion des sexes, elle ne suffit pas à *déterminer* leur apparition. Celle-ci reste toujours liée à des facteurs internes qui nous échappent et qui doivent être bien difficiles à contrôler. Dans le cas des portées mixtes, comprenant des mâles et des femelles, il faut admettre en effet qu'un même germa-rium a pu produire, presque simultanément, des œufs de sexe différents. Il n'y a donc pas de rapport strict entre l'état physiologique de la mère et le sexe de la progéniture.

On pourrait faire observer que les expériences que nous venons de résumer sont relatives à l'apparition des périodes de gamogénèse et non au déterminisme du sexe. A la vérité, cette distinction ne doit pas entrer ici en ligne de compte. D'un œuf parthénogénétique, ne peuvent sortir que deux sortes d'individus : des mâles et des femelles, et peu importe qu'avec l'apparition des mâles coïncide généralement un changement dans l'ovogénèse de quelques femelles. Nous avons vu d'ailleurs que cette ovogénèse spéciale, accompagnée de la production d'éphippies, se retrouve assez souvent comme corollaire de l'intersexualité.

Au moment de proposer une explication des faits décrits au cours de cette étude, nous sommes amenés à écarter les hypothèses du gynandromorphisme fondées sur la considération des chromosomes sexuels pour les raisons suivantes : origine parthénogénétique des sujets, similitude constatée par Monica TAYLOR dans la constitution chromosomique du mâle et de la femelle, présence d'organes intermédiaires irréductibles à la mosaïque stricte. La théorie de GOLDSCHMIDT sera-t-elle d'un plus grand secours ? Nous devons rejeter, non seulement toute la partie qui fait intervenir le symbolisme mendélien, par suite de l'origine parthénogénétique des Daphnies, mais encore, en raison de l'asymétrie des intersexués, l'hypothèse de la permutation des déterminants sexuels manifestée synchroniquement dans la totalité de l'individu. Il reste néanmoins des théories

de GOLDSCHMIDT quelques idées fort séduisantes notamment celle de la valeur *quantitative* du déterminisme sexuel et celle de l'inversion de la dominance des facteurs à *condition de limiter celle-ci à certaines régions de l'organisme, sans corrélation stricte ni synchronisme*. Il est d'autant plus indiqué d'appliquer ces notions au cas des Daphnies que, parti d'un point de vue différent, WOLTERECK (11) a été amené à attribuer les variations du cycle des Cladocères à l'activation ou l'inhibition de ferments déterminateurs.

Nous rappelions plus haut, combien devait être délicat et difficile à influencer par les facteurs externes le mécanisme de la production des mâles, puisque, dans un ovaire, un même groupe de cellules germinatives peut donner simultanément une proportion variable d'individus des deux sexes, sans que la fécondation intervienne. C'est cette extrême labilité constatée dans les pontes normales qui peut nous aider à comprendre la genèse des Daphnies intersexuées. On peut supposer que cette grande instabilité de l'œuf se maintient parfois au cours de l'ontogénèse et que, par suite d'une mauvaise répartition des ferments déterminateurs ou de toute autre cause, les blastomères conservent une indépendance analogue à celle des cellules germinales. Selon que l'inversion de dominance <sup>(1)</sup> sera précoce ou tardive une région plus ou moins grande de l'organisme sera modifiée. Si elle se produit dans l'un des deux premiers blastomères on obtiendra un gynandromorphe biparti, que des revirements cellulaires plus tardifs ou de nouvelles répartitions inégales de ferment pourront d'ailleurs remanier.

En admettant l'instabilité sexuelle des blastomères, on conçoit que les cellules filles n'héritent pas nécessairement d'un sexe définitivement fixé, mais seulement d'une plus grande aptitude à manifester un sexe restant sujet à revirement; on peut aussi s'expliquer pourquoi, si un côté de l'animal ou un organe présente, dans son ensemble, un certain sexe, certaines de ses parties peuvent faire exception comme cela se produit, par exemple, dans les cas d'inversion de l'asymétrie.

La similitude d'évolution des cellules d'une même région

(1) Il se peut que la dominance ne soit pas toujours absolue et que parfois, les deux « facteurs » sexuels antagonistes agissent simultanément pour orienter le développement d'un organe vers un type intersexuel.

provient, non d'une liaison actuelle, telle que celle que produisent les hormones, mais de l'hérédité cellulaire. Elle est donc d'autant plus forte que le degré de parenté est plus grand, c'est-à-dire que les cellules ont une origine commune plus rapprochée. Cette similitude de nature due à la parenté n'exclut pas d'ailleurs toute indépendance dans l'évolution ultérieure, pas plus que les modifications dues à l'interaction avec les régions environnantes. C'est ainsi que les jumeaux vrais, en dépit de la grande ressemblance qu'ils doivent à leur origine commune, conservent une certaine individualité.

Les formes intersexuées, parfois si bizarres, que nous avons rencontrées ne sont pas réductibles à une mosaïque de cellules mâles et femelles et ne peuvent s'expliquer si l'on n'admet l'existence de cellules douées d'une sexualité mixte. A la vérité, COCKAYNE (15) a montré que la teinte intermédiaire des ailes de certains Papillons gynandromorphes était due à un mélange très fin d'écailles propres à chacun des deux sexes, et que la structure syncytiale et la migration nucléaire que l'on observe dans l'œuf des Lépidoptères permettent de comprendre la genèse des mosaïques les plus fines. Une pareille explication ne peut convenir aux Cladocères, chez lesquels la segmentation se montre très régulière ; par contre, il n'y a aucune difficulté à imaginer qu'une répartition inégale des ferments <sup>(1)</sup> déterminateurs du sexe, qui doit logiquement se produire lors de l'ovogénèse pour donner, en l'absence de fécondation, des individus de sexes différents, puisse se continuer au cours des divisions ultérieures des cellules embryonnaires.

Nous ne croyons pas possible de diviser les individus décrits au cours de ce travail en *mâles intersexués*, et *femelles intersexuées*, ainsi que l'ont fait certains auteurs. Faudrait-il d'ailleurs tenir compte du sexe originel probable (méthode de GOLDSCHMIDT) ou du sexe prédominant chez l'adulte (BANTA) ? Nous savons, par exemple, par l'étude de l'antennule des femelles peu masculinisées (catég. II), que, suivant que le flagellum se trouve présent sur une antennule de type femelle, ou qu'il man-

(1) L'hypothèse des ferments déterminateurs de WOLTERECK et de GOLDSCHMIDT donne une forme concrète aux causes amenant la manifestation d'un sexe. On pourrait attribuer à celles-ci une toute autre nature, sans que le principe de l'explication que nous proposons doive être modifié.

que sur une antennule de type mâle, on peut supposer que cet appendice a débuté par l'un ou l'autre sexe; mais la forme sexuelle de l'autre antennule suffit à démontrer que cette conclusion n'est pas valable pour l'ensemble de l'individu.

En s'en tenant aux grandes lignes de la morphologie des intersexués, il semble néanmoins possible d'admettre que, dans la majorité des cas, l'influence mâle a dû dominer au début de l'ontogénèse pour être ensuite supplantée plus ou moins vite par les facteurs femelles <sup>(1)</sup>. Cette opinion découle, non seulement de la comparaison entre les formes intersexuées et les formes embryonnaires, mais encore de l'étude des gonades anormales et des conditions dans lesquelles apparaissent les intersexués. Kurz considérerait ses hermaphrodites comme des mâles avortés et cette manière de voir semble renfermer une part de vérité. Il faut pourtant se rappeler que les intersexués se montrent beaucoup plus fréquemment que les mâles, ce qui paraît bien indiquer qu'ils ne proviennent pas d'œufs mâles, mais d'œufs *intersexués* présentant une dominance mâle insuffisante. La facilité avec laquelle le déterminant femelle reprend son emprise sur la formation de l'embryon est sans doute en rapport avec la fréquence et l'abondance de la production de ce sexe chez les Cladocères.

Nous avons vu que l'aptitude à donner naissance à des intersexués fait partie du patrimoine héréditaire d'une lignée; mais qu'elle peut être la cause première de cette anomalie qui apparaît subitement comme une mutation? Le parasitisme semble pouvoir être mis hors de cause; non seulement les Cladocères anormaux ont toujours été reconnus indemnes de toute infestation, mais nous avons pu observer des *D. atkinsoni* venant de la Côte d'Or, parasitées par une Microsporidie, et dépourvues de toute trace de masculinisation. Dans ce cas, pourtant, l'ovaire était avorté et incapable de produire des œufs.

On doit également écarter toute action possible de la fécondation. Nos premières Daphnies anormales furent trouvées dans un élevage dont les individus se reproduisaient parthénogénétiquement depuis plus de seize mois sans qu'aucune ano-

(1) Feraient, sans doute, exception : 1° les intersexués de la catégorie II, type 1, 2° les trois intersexués (191, 223, 274) dont les antennules sont normales, 3° le n° 79 (fig. 16) ayant le type ♂ et les antennes peu masculinisées.

malie apparaisse, et les premiers *Simocephalus* intersexués découverts par BANTA provenaient d'une 131<sup>e</sup> génération parthénogénétique.

Il est remarquable que la plupart des individus aberrants signalés jusqu'ici ont été trouvés au cours d'élevages en laboratoire, alors que de nombreux zoologistes descripteurs ayant, pour des travaux de systématique ou de faunistique, examiné des milliers de Cladocères vivant en liberté, n'en ont jamais mentionné. On serait ainsi tenté d'incriminer les conditions anormales de l'élevage qui peuvent troubler la succession saisonnière habituelle des cycles ou l'intoxication due à l'accumulation des produits d'excrétion. C'est effectivement dans un élevage offrant des signes manifestes de dégénérescence (ralentissement des pontes, coloration des glandes excrétrices) que nos premiers gynandromorphes sont apparus (1). Il faut cependant noter que des *D. magna*, élevées dans des conditions analogues, n'ont jamais présenté la moindre trace d'intersexualité.

*Comparaison avec les Phasmes.* — Si par leur origine parthénogénétique les Cladocères intersexués se distinguent nettement des individus similaires issus d'œufs fécondés, leur cas est tout à fait comparable à celui des Phasmes.

On sait, depuis longtemps, que beaucoup de ces Orthoptères sont capables de se reproduire parthénogénétiquement et, dans ces conditions, donnent constamment des femelles. On en a d'abord conclu (R. DE SINÉTY, 01) à une thélytoquie absolue, inverse de l'arrhénotoquie des Abeilles, la fécondation étant indispensable à l'apparition du sexe mâle. Mais des observations plus récentes de J. PANTEL, R. DE SINÉTY, MAC BRIDE, JACKSON, MEISSNER et G. FOUCHER ont montré que des mâles peuvent apparaître sporadiquement dans des pontes strictement parthénogénétiques. Bien plus, PANTEL et DE SINÉTY (08) et CHOPARD (18) ont signalé sous le nom d'hermaphrodite des individus offrant des anomalies tout à fait comparables à celles que nous venons de décrire chez les Daphnies. Le *Bacillus (Clonopsis) gallicus* décrit par CHOPARD est porteur d'organes rudimentaires intersexués (valve de l'oviscape) et manifeste une inversion de l'asymétrie sexuelle comparable à ce que l'on

(1) La première lignée intersexuée suivie par BANTA provenait également d'une culture mal alimentée.

observe chez certains Cladocères (mésonotum ♀ à droite, oviscape rudimentaire à gauche).

Ces faits sont d'autant plus significatifs que les Phasmes appartiennent au groupe d'Insectes où l'existence d'un chromosome accessoire déterminateur du sexe a été démontrée avec le plus de netteté. R. DE SINÉTY a, notamment, publié des figures relatives à la spermatogénèse d'un Phasme du Portugal (*Leptynia attenuata*) qui ne laissent aucun doute à cet égard. La possibilité d'apparition de mâles et d'intersexués porteurs d'organes intermédiaires, en dehors de toute fécondation, chez des animaux où le chromosome sexuel est aussi net, permet d'émettre quelques doutes sur le pouvoir déterminateur de ce grain de chromatine. En tout cas, son action ne paraît pas indispensable et peut être suppléée par d'autres facteurs.

### Résumé et Conclusions

Nous pouvons résumer les résultats obtenus au cours de ce travail dans les conclusions suivantes :

1° Le déterminisme du sexe des Cladocères paraît être de nature quantitative. Bien que l'œuf possède virtuellement la possibilité de réaliser l'un ou l'autre sexe, le facteur déterminant (enzyme ou autre) est généralement réparti en proportion suffisante pour imposer une sexualité définie à l'embryon. Par suite d'une anomalie héréditaire, il peut se faire que certains œufs se trouvent porteurs d'une sexualité dominante *quantitativement* insuffisante et par suite aboutissent à la formation d'intersexués.

2° L'analyse morphologique des intersexués montre que ce facteur, à dominance insuffisante et transitoire, doit se répartir irrégulièrement entre les blastomères lors de leur division. On s'explique ainsi que l'asymétrie soit la règle et que fréquemment le sens de l'asymétrie s'inverse suivant les organes ou les régions considérés.

3° L'anomalie amenant la répartition irrégulière des facteurs déterminants sur les œufs et les blastomères fait partie du patrimoine héréditaire d'une lignée où elle apparaît brusquement, pour des causes encore inconnues. L'hérédité ne suit aucune loi

définie car sa manifestation semble dépendre non seulement de facteurs internes, mais aussi de facteurs externes analogues à ceux qui influencent les cycles. Il faut noter que la pénurie alimentaire, qui a une action défavorable sur l'apparition des mâles, est, au contraire, propice à la production des intersexués.

4° Dans une même lignée, l'abondance des aberrations sexuelles offerte par une progéniture ne dépend pas étroitement du degré de masculinisation de la mère.

5° Lorsque la majeure partie des organes externes sont masculinisés, les gonades sont rarement normales ; elles consistent alors, le plus souvent, en ovo-testis renfermant les deux sortes de cellules germinales. Ces glandes mixtes ne sont pas fonctionnelles.

6° Les intersexués produisant des œufs peuvent former des éphippies. Celles-ci se montrent d'autant plus fréquemment et offrent des structures d'autant plus anormales que la masculinisation de la mère est plus accentuée.

7° Les antennules mâles, portées par des intersexués régénèrent dans les mêmes conditions que celles des mâles normaux.

8° Par la répartition irrégulière de caractères franchement mâles et femelles, les Cladocères anormaux rappellent les gynandromorphes typiques <sup>(1)</sup> (*Drosophiles* de MORGAN), tandis que la présence de formes intermédiaires ainsi que leur mode d'apparition les rapprochent des intersexués tels qu'ils sont définis par GOLDSCHMIDT et RIDDLE. Du fait de cette double affinité et de leur origine parthénogénétique les Cladocères que nous venons de décrire présentent un aspect nouveau du phénomène de l'intersexualité et leur genèse ne peut s'expliquer par les théories proposées jusqu'à ce jour.

Ces conclusions ne sont valables que pour les seuls Cladocères, mais elles peuvent, peut-être, contribuer à jeter quelque lumière sur des questions de portée plus générale.

(1) Chez les *Daphnies* intersexuées il n'y a probablement jamais de mosaïque stricte, telle que MORGAN la décrit chez les *Drosophiles*, c'est à-dire passage *sans transition* d'une forme mâle à une forme femelle. Même si, le long de la zone de contact, il n'y a pas interaction entre les tissus de sexes différents, les deux régions doivent s'adapter mécaniquement l'une à l'autre et offrir des formes intermédiaires.

Une des premières qui se posent est celle des rapports qui unissent les caractères morphologiques à la nature des gamètes. Le succès des recherches relatives à l'action des hormones chez les Vertébrés a fait naître dans l'esprit de beaucoup de biologistes la conception d'une relation causale, fondamentale et nécessaire, entre les caractères primaires et secondaires. Chaque fois qu'une anomalie de ceux-ci était constatée, on s'efforçait, même chez les Invertébrés, d'en rechercher la cause dans une aberration correspondante des gonades : c'est ainsi que toute altération sexuelle causée par un parasite était considérée, *a priori*, comme castration parasitaire. Il a fallu les belles expériences de OUDEMANS, KELLOGG, MEISENHEIMER, KOPEC pour montrer que les liaisons hormoniques ne constituaient pas le rapport fondamental des caractères sexuels dans le règne animal et que les Insectes, tout au moins, faisaient exception. Depuis, les travaux de G. SMITH (08-15) et, plus récemment, de S. KORNHAUSER (19) ont porté atteinte à la notion de castration parasitaire chez les Arthropodes en montrant que le parasite pouvait, en modifiant le métabolisme, agir directement sur les caractères secondaires, les gonades étant parfois intactes (KORNHAUSER). Nous avons vu que, chez les Daphnies, les glandes génitales présentent des états intersexuels bien plus rarement que les appendices.

Les hormones ne semblent pas constituer le procédé de relation fondamental et nécessaire entre les caractères primaires et secondaires, mais plutôt un perfectionnement des moyens de corrélation. Elles sont souvent dépourvues de spécificité zoologique, voire sexuelle, et certaines substances pourraient même parfois les remplacer (KOLLMANN, 19). Faut-il rappeler que des traumatismes extragénitaux amènent parfois (chez les Cervidés, par exemple) des résultats analogues à ceux que produisent les hormones et que celles-ci ne peuvent suffire à rendre compte des cas de gynandromorphisme observés chez les Vertébrés.

Dans son beau travail sur l'origine des caractères sexuels secondaires, KAMMERER (12) a montré que ceux-ci ne se distinguent en rien des caractères de race ou d'espèce, ainsi qu'il résulte d'un grand nombre d'expériences sur les croisements, la régénération, l'action des facteurs externes, etc. Les hor-

mones peuvent parfois les révéler, mais non les créer <sup>(1)</sup>.

Comment peut-on s'expliquer que les deux sortes de caractères sexuels se trouvent normalement unis ?

Tout œuf possède un sexe qu'il transmet à chacune des cellules filles. Toutes les cellules du corps se trouvent donc posséder, normalement défini depuis l'œuf, un sexe qu'elles manifestent, suivant qu'elles appartiennent au « germen » ou au « soma », par la production de gamètes déterminés ou par la réalisation des formes caractéristiques du sexe. Mais l'œuf n'est orienté vers la production d'un sexe que par un certain état métabolique, déterminé, sans doute, par un rapport entre la chromatine et le cytoplasme. Cette orientation n'est pas toujours définitive, le métabolisme voulu est plus ou moins nettement instauré et l'on sait que, dans certains cas, il peut se modifier secondairement (hermaphrodisme successif, expériences de BALTZER, de GOULD, d'HERTWIG, etc.).

Cette labilité sexuelle n'est d'ailleurs pas le propre de l'œuf et peut se retrouver à un certain degré dans les cellules filles qui sont capables de réagir isolément et de montrer une sexualité différente de l'ensemble du corps. Il y a alors production de gynandromorphes.

Il faut noter, cependant, qu'un animal n'est pas un simple agrégat de parties diverses; il forme un tout, une individualité, douée de certaines caractéristiques au nombre desquelles figure le sexe. Un individu formé d'un assemblage de régions mâles, femelles ou intermédiaires ne peut conserver cette formule hétérogène pour un certain nombre de particularités qui ne se conçoivent qu'indivises. Tels sont : le métabolisme général (parfois la taille), le comportement, le psychisme. Il en résulte que, même chez les gynandromorphes formés de parties nettement attribuables à l'un ou l'autre sexe, la notion de *type sexuel intermédiaire* s'impose pour l'ensemble de l'individu.

Il est probable que cette conception ne doit pas se limiter aux gynandromorphes, mais qu'elle peut s'étendre à certains

(1) On peut admettre que les caractéristiques pigmentaires, « livrées », ornements divers résultent de l'action directe des produits sécrétés par les gonades mais une pareille supposition est invraisemblable lorsqu'il s'agit d'organes compliqués étroitement adaptés à une fonction précise. Si l'on désire expliquer l'origine de ceux-ci mieux vaut faire appel aux facteurs évolutifs habituellement invoqués pour les caractères spécifiques.

individus dans toutes les espèces gonochoriques, y compris l'espèce humaine, même en l'absence d'anomalies notables des caractères sexuels secondaires. En effet en dehors de ceux-ci qui, presque au même titre que les gamètes, sont caractéristiques du sexe, il est possible de distinguer des caractères *tertiaires* habituellement liés à un sexe au point d'en compléter la physionomie. Tels sont, par exemple, dans l'espèce humaine : la taille, le développement des muscles, la finesse des extrémités et des articulations, une infinité de caractères psychiques. Ces particularités sont loin de se répartir uniformément entre les différents individus appartenant à un même sexe et permettraient peut-être d'établir des degrés dans la sexualité. C'est d'ailleurs pour l'espèce humaine que le terme de type sexuel intermédiaire <sup>(1)</sup> a été créé par HIRSCHFELD à propos de certaines aberrations psychiques.

Quelle que soit l'extension que doit prendre par la suite la notion d'intersexualité, l'étude de ce phénomène permet déjà d'établir des données importantes.

Les sexes ne constituent pas deux alternatives exclusives, deux polarités incompatibles, mais plutôt les deux points extrêmes de toute une série continue d'états intermédiaires. Ceux-ci sont exceptionnellement capables de se réaliser, sur un individu ou un organe, lorsque divers phénomènes : croisements hétérogènes, mutilation, intoxication etc. viennent influencer les agents déterminateurs du sexe. De plus, les différentes particularités qui sont généralement réunies pour caractériser l'un ou l'autre sexe sont susceptibles de se dissocier et de se répartir irrégulièrement sur un même être.

L'étude des Cladocères intersexués, en fournissant de nombreux exemples de ces deux ordres de faits : graduation sexuelle et désagrégation des caractères peut jeter quelque lumière sur un nouvel aspect des problèmes de la sexualité.

(1) *Sexuelle Zwischenstufe*. Voir SIMAC (11)

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1914. AGAR, W.-E. — Parthenogenetic and sexual reproduction in *Simocephalus vetulus* and other Cladocera (*Journ. Genetics*, III, 179).
1909. ANDREW, E.-A. — A male Crayfish with some female organs (*Am. nat.*, XLIII).
1913. ASHWORTH, J.-H. — On some pseudo-hermaphrodite examples of *Daphnia pulex* (*Proc. R. Soc. Edinburgh*, XXXIII, 307-316).
1859. BAIRD, W. — Description of several species of Entom. Crustacea from Jerusalem (*Ann. nat. hist.* (3), IV, 280-283).
1914. BALTZER, F. — Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia* (*Mitt. Zool. St. Neapel*, XX, 1-44).
1916. BALTZER, F. — Ueber neuere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts (*Mitteil. Naturforsch. Gesellsch. Bern*).
1914. BANTA, A.-M. — One hundred parthenogenetic generation of *Daphnia* without sexual forms (*Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, XI, 180-182).
1916. BANTA, A.-M. — A sex-intergrade strain of Cladocera (*Ibid.*, XIV, 3-4).
1916. BANTA, A.-M. — Sex intergrades in a species of Crustacea (*Pr. Nat. Ac. Sci.*, p. 578).
1918. BANTA, A.-M. — Sex and sex intergrades in Cladocera (*Ibid.*, p. 373).
1891. BERNARD, H.-M. — Hermaphroditismus bei Phyllopoden (*Jenaisch. Zeits. NF*, XVIII, 337-338).
1896. BERNARD, H.-M. — Hermaphroditism among the Apodidæ (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 6, XVII).
1888. BOVERI, Th. — Ueber partielle Befruchtung (*Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München*, IV).
1902. BOVERI, Th. — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns (*Verhandl. Phys. Med. Gesellsch. z. Würzburg*, XXXV, 67-90 [86]).
1913. CAULLERY, M. — Les problèmes de la sexualité (Paris).
1918. CAULLERY, M. et MESNIL. — Un cas de gynandromorphisme chez une Annélide polychète (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, LII, p. 324).
1913. CHAMBERS, R. — The spermatogenesis of a Daphnid, *Simocephalus vetulus* (*Biol. Bull.*, p. 134).
1918. CHOPARD, L. — Note sur un individu hermaphrodite de *Clonopsis gallica* (*Bull. Soc. Zool. France*, XLIII, 168).
1915. COCKAYNE, E.-A. — Gynandromorphism and kindred problem (*Jour. Genetic*, V, 75).
1916. COCKAYNE, E.-A. — An intersex of *Amorpha populi* (*Trans. Ent. Soc.*, London).
1914. DONCASTER, L. — The determination of sex (Cambridge).
1881. GISSLER, C. F. — Description of a hermaphroditic Phyllopod crustacean (*Am. Nat.*, XV, 136-139).
1912. GOLDSCHMIDT, R. — Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I (*Zeitsch. f. Abstam. u. Vererb.*, VII, 280-316).
1914. GOLDSCHMIDT, R. (und POPPELBAUM). — *Id.*, II (*Ibid.*, XI).

1915. GOLDSCHMIDT, R. — Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche für Vererbung und bestimmung des Geschlechts (*Biol. Centralbl.*, XXXV, 506).
1916. GOLDSCHMIDT, R. — Experimental intersexuality and the sex problem (*Am. Nat.*, L, 705-718).
1916. GOLDSCHMIDT, R. — A preliminary report on further experiments in inheritance and determination of sex (*Proc. Nat. Ac. Sc.*, II, 53-58).
1916. GOLDSCHMIDT, R. — Die biologischen Grundlagen der konträren Sexualität und der Hermaphroditismus bei Menschen (*Arch. f. Rassen u. Gesellsch. Biol.*, XII).
1917. GOLDSCHMIDT, R. — A further contribution to the theorie of sex (*J. exp. Zool.*, XXII, 593).
1917. GOLDSCHMIDT, R. — On a case of facultative parthenogenesis on the Gipsy-moth *Lymantria dispar*, with a discussion of the relation of parthenogenesis to sex (*Biol. Bull.*).
1917. GOULD, H.-N. — Studies on sex in the hermaphrodite Mollusc *Crepidula plana* (*Journ. Exp. Zool.*, XXXIII, 1-50).
1919. GREEN, W.-R. — Studies in the life cycle of *Simocephalus vetulus* (*Biol. Bull.*).
1879. GROBBEN, C. — Die Entwicklung der *Moïna* (*Arb. Zool. Inst. Wien*, II).
1896. GROSCHOWSKY, M. — O hermafrodytysmie u Wios'larek (*Kosmos*, Lemberg, XXI, p. 301-310, 3 fig.). Ueber hermaphroditismus bei Cladoceren (*Ref. im Zool. Centralbl.*, 1897).
1913. GROSVENOR, G. H. and G. SMITH, — The life cycle of *Moïna rectirostris* (*Q. J. Micr. Sc.*, LVIII).
1905. GURNEY, R. — The life history of the Cladocera (*Tr. Norfolk and Norwich Nat. Soc.*, p. 48).
1906. HERTWIG, R. — Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem (*Verh. deutsch. Zool. Ges.*, 90-111).
1912. HERTWIG, R. — Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblem nebst eigen Untersuchungen (*Biol. Centralbl.*, XXXII).
1905. ISSAKOWITSCH, A. — Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden (*Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch.*, LXIX).
1912. KAMMERER, P. — Ursprung der Geschlechtsunterscheide (*Fortsch. d. Naturwiss. Forschüng.* Wien, V).
1909. KEILHACK, L. — Zur Bedeutung der Generationszyklen bei den Cladoceren (*Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, II, 238).
1919. KEILIN, D. and G.-H.-F. NUTTAL. — Hermaphroditism and others abnormalities in *Pediculus humanus* (*Parasitology*, XI, 279-328).
1895. KERHERVÉ, J.-B. de. — De l'apparition provoquée des mâles chez les Daphnies (*Daphnia Atkinsoni*) (*Mém. Soc. Zool. France*, VII, 200-211).
1919. KOLLMANN, M. — Influence de l'extrait de thyroïde sur certains caractères sexuels secondaires des Tritons (*C. R. Soc. Biol.*).
1913. KOPEC, S. — Nochmals über Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharakteren von den Gonaden bei Lepidopteren (Fühlerregenerationsversuche mit kastration und Keimdrüsen transplantation kombiniert) (*Zool. Anz.*, XLIII, 65).
1919. KORNHAUSER, S.-L. — The sexual characteristics of the Membracid, *Thelia bimaculata* (Fabr.). External changes induced by *Aphelopus theliae* (*Jour. of Morph.*, XXXII, 531-636).

1908. KÜHN, A. — Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren, etc (*Arch. f. Zellforsch.*, I).
1874. KURZ, W. — Ueber androgyne Missbildung bei Cladoceren (*SB. AK. Wien*, LXIX).
1909. KUTTNER, O. — Untersuchungen .... etc. — Erbllichkeit von Zwitterbildungen (*Intern. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, II, 638).
1913. KUTTNER, O. — Ueber Vererbung und Regeneration angeborenen Missbildungen bei Cladoceren (*Arch. f. Entwickl.*, 649).
1912. LANG, A. — Vererbungswissenschaftliche Miszellen (*Zeitschr. f. indukt. Abstamm.*, VIII, 233).
1909. LANGHANS, V.-H. — Experimentelle untersuch. zu Fragen der Fortpflanzung. Variation und Vererbung bei Daphniden (*Verh. d. deutsch. Zool. ges.*).
1915. LA VAULX, R. DE. — Remarques sur *Daphne atkinsoni*. — Sur des Daphnies androgynes (*Bull. Soc. Zool. France*, XL, 100-104).
1915. LA VAULX, R. DE. — Anomalies antennulaires de quelques Daphnies gynandromorphes (*Ibid.*, 194).
1918. LA VAULX, R. DE. — Observations sur l'apparition des Daphnies gynandromorphes (*Ibid.*, XLIII, 187).
1919. LA VAULX, R. DE. — L'intersexualité chez un Crustacé Cladocère (*C. R. Ac. Sci.*, CLXIX, 97).
1920. LA VAULX, R. DE. — Les Cladocères intersexués et les récentes théories du gynandromorphisme (*Bull. Soc. Zool. France*, XLV, 38).
1920. LA VAULX, R. DE. — Sur un nouveau procédé de coloration de la chitine (*Ibid.*, 214).
1857. LUBBOCK, J. — An account of the two methods ... etc and of the structure of the ephippium (*Phil. Trans. roy. Soc. London*, 79).
1911. MEISENHEIMER, J. — Ueber die Wirkung von Hoden und Ovariensubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches (*Zool. Anz.*, XXVIII, 53).
1905. MORGAN, J.-H. — An alternative interpretation of gynandromorphous Insects (*Science*, XXI).
1905. MORGAN, T.-H. — The cause of gynandromorphism in Insects (*Am. Nat.*, XLI, 715).
1913. MORGAN, T.-H. — Heredity and sex (*Columbia Un. Press.*, New-York).
1916. MORGAN, T.-H. — The Eugster gynandromorphs bees (*Ann. Nat.*, L).
1919. MORGAN, T.-H. — The origin of gynandromorphs (Washington).
1920. MORGAN, T.-H. — Variation in the secondary sexual character of the Fiddler Crab (*Am. Nat.*).
1914. MRAZEK, AL. — Androgyne Erscheinungen bei *Cyclops gigas* (*Zool. Anz.*, XLIII, 245-250).
1908. PANTEL et DE SINÉTY. — Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes (*C. R. Ac. Sci.*, p. 1358).
1916. PARIS, P. — Note sur quelques Entomostracés récoltés dans le département de la Côte-d'Or (*Bull. Soc. Zool. France*).
1918. PARIS, P. — Notes sur quelques espèces de la faune du département de la Côte-d'Or (*Ibid.*, XLIII, 183).
1914. PICK, L. — Ueber den wahren Hermaphroditismus des Menschen und der Säugtiere (*Arch. Mikr. Anat.*, LXXXIV).
1899. PRZIBRAM. — Die Regeneration bei den Crustaceen (*Arb. Zool. Inst. Wien*, XI).

1919. RABAUD, E. — Evolution et sexualité (*Scientia*).
1889. RICHARD, J. — Anomalie de l'antenne droite chez *Diaptomus caeruleus* (*Bull. Soc. Zool., France*, XIV, 38).
1895. RICHARD, J. — Révision des Cladocères, I (*Ann. Sci. Nat.*).
1896. RICHARD, J. — *Id.* II (*Ibid.*, p. 198 et 202).
1916. RIDDLE, O. — Sex control and known correlations in pigeons (*Am. Nat.*, L, 385).
1910. SCHARFENBERG, — Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationenzyklus von *D. magna* (*Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*).
1914. SCHARFENBERG. — Weitere Untersuchungen an Cladoceren, etc. (*Ibid.*, suppl. VI).
1901. SINÉTY, R. DE. — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes (*La Cellule*, XIX).
1911. SIMAC. — Des types sexuels intermédiaires (*Biologica*, p. 83).
1908. SMITH, G. — Sex in the Crustacea, with special reference to the origin and nature of hermaphroditism (*Rep. 77<sup>th</sup> meet. Brit. Ass. Adv. Sc.*, 543).
- 1910-12. SMITH, G. — Studies in the experimental analysis of sex. Parts 1-9 (*Quart. Journ. Micr. Sc.*).
1914. SMITH, G. — The effect of reproductive cycle on glycogen and fat metabolism in Crustacea (*Rep. 83<sup>th</sup> meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Birmin-*gham, 660).
1915. SMITH, G. — The life cycle of Cladocera with remarks on the physiology of growth and reproduction in Crustacea (*Proc. Royal Soc.*). Voir aussi GROSVENOR.
1861. SMITT, F.-A. — Sur les éphippies des Daphnies (*Nova Acta Soc. scient. Upsal*, III).
1913. STEINACH, E. — Feminisierung von Mänschen und Masculierung von Weibchen (*Zentralbl. f. Physiol.*).
1895. STINGELIN, TH. — Die Cladoceren der Umgebung von Basel (*Zool. Anz.*, XVIII, 49).
1897. STINGELIN, TH. — Ueber jahrzeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen.. etc. (*Forschber. biol. stat. Plon*, V, 150).
1914. TAYLOR, M. — Note on the number of chromosomes in the male of *D. pulex* (*Zool. Anz.*, XLV).
1906. TOYAMA, K. — Studies on the hybridology of Insects (*Bull. Col. Agric. Tokyo*, VII).
1917. TROLAND, L. TH. — Biological enigmas and the theory of enzyme action (*Am. Nat.*, 321-350).
- 1874-79. WEISMANN. — Beiträge zur naturgeschichte der Daphnoïden. Leipzig.
1908. WOLTERECK, R. — Ueber natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden (*Verhandl. D. Zool. Ges.*, 239).
1909. WOLTERECK, R. — Weitere exper. Untersuch..... bei Daphniden (*Ibid.*).
1911. WOLTERECK, R. — Ueber Veränderung der Sexualität bei Daphniden (*Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 91).
1907. ZOGRAP, N. V. — Hermaphroditismus bei den Männchen von *Apus* (*Zool. Anz.*, XXX, 563).

## DEUXIÈME THÈSE

---

### QUESTIONS PROPOSÉES PAR LA FACULTÉ

**Botanique.** — La sexualité chez les Algues brunes.

**Paléontologie.** — L'organisation des Trilobites.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 8 janvier 1921.

*Le Doyen de la Faculté des Sciences,*

M. MOLLIARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

le 8 janvier 1921.

*Le Recteur de l'Académie de Paris,*

P. APPELL.





